

**Die Bedeutung der Einfallsrichtung und der Wellenlänge
des Lichtes bei der Melanisierung der Kohlweißlingspuppe
Pieris brassicae L.**

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Justus Liebig-Universität Giessen

vorgelegt von
Dieter Angersbach
aus Böddiger

Giessen 1970

**Die Bedeutung der Einfallsrichtung und der Wellenlänge
des Lichtes bei der Melanisierung der Kohlweißlingspuppe
Pieris brassicae L.**

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades
der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Justus Liebig-Universität Giessen

vorgelegt von
Dieter Angersbach
aus Böddiger

Giessen 1970



D 26

Dekan: Prof. Dr. G. Eder
I. Berichterstatter: Prof. Dr. D. Bückmann
II. Berichterstatter: PD Dr. D. Adelung
Tag der mündlichen Prüfung: 8.12.1970

Meinem Lehrer, Herrn Professor Dr. D. Bückmann, danke ich für die Überlassung des Themas, für die großzügige Unterstützung der Arbeit und für die stetige Anteilnahme an ihrem Fortgang.

Zu danken habe ich auch Herrn Professor Dr. D. von Denffer, dem Direktor des Botanischen Instituts, der mir die Erlaubnis erteilte, an der Monochromatoranlage zu arbeiten. Bei Herrn Dr. Domes bedanke ich mich für die Anleitung bei den Arbeiten mit der Monochromatoranlage.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41545915_0007

Inhaltsverzeichnis

	Seite
A. Einleitung	1
B. Material und Methoden	4
1. Aufzucht des Tiermaterials	4
2. Die Versuchsbedingungen	5
a) Die Lackierung der Stermata	5
b) Die Versuchsanordnungen	7
3. Die Definition der Melanisierungsklassen	11
4. Statistische Auswertung der Ergebnisse	14
C. Ergebnisse	16
1. Die Wirkung verschiedener Wellenlängen auf die Melanisierung	16
a) Der Umfang des wirksamen Spektralbereiches	18
b) Der melanisierungsfördernde Wirkungsbereich des Spektrums	18
c) Der melanisierungshemmende Spektralbereich	21
d) Die Streuung der Melanisierungsklassen	23
2. Der Einfluß der Lichtrichtung auf die Melanisierung	23
3. Die Augen der Raupen	26
a) Allgemeines	26
b) Lage und Größe der Stermata im letzten Larvenstadium	27
4. Die Wirkung der Lackierung dorsaler und ventraler Stermata auf die Melanisierung	30
5. Die Stärke der Melanisierung in Abhängigkeit von der Anzahl der abgedunkelten ventralen Stermata	33
6. Die Stärke der Melanisierung in Abhängigkeit von der Anzahl der abgedunkelten dorsalen Stermata	36

7. Die Wirkung melanisierungsfördernder Reize über die Stemmata nur einer Kopfseite	41
8. Die Wirkung des Helligkeitskontrastes über die Rumpfepidermis auf die Melanisierung	43
9. Die Wirkung des über die Augen rezipierten lang- welligen Lichtes auf die Melanisierung	45
10. Die Beteiligung der Stemmata an der Rezeption des kurz- und langwelligen Lichtes aus ver- schiedenen Richtungen	49
11. Der Sehbereich des Augenlichtsinnes	55
D. Diskussion der Ergebnisse	58
1. Die Wirkung des schwarzen Untergrundes auf die Melanisierung	58
2. Der Einfluß des Helligkeitskontrastes bei Ein- wirkung der Reize aus verschiedenen Richtungen	60
3. Die Rezeption des Lichtes über die Stemmata	61
4. Die Funktionen der Stemmata	62
5. Die Wirksamkeit spektraler Lichter über die Augen	64
6. Die Wirkung des Lichtes über die Rumpfepidermis	66
7. Die Steuerung der Pigmentierung	68
8. Die Variabilität der Puppenfärbung	70
E. Zusammenfassung	72
F. Literatur	74

A. Einleitung

=====

Die Puppen von *Pieris brassicae* treten je nach Umweltbedingungen in verschiedenen Farbmodifikationen auf. Die Raupen verlassen im letzten Stadium das Futter und setzen sich an einer Stelle fest, an der sie sich dann verpuppen (BRECHER, 1917; OLTMER, 1968). Vor dem Spinnen des Gürtelfadens durchlaufen die Tiere einen Entwicklungsabschnitt, den OLTMER (1968) die sensible Phase nennt. Während dieser Zeit, nämlich vom Festsetzen bis zum Spinnen des Gürtelfadens, determinieren die Lichtverhältnisse an der Verpuppungsstelle im voraus die Färbung der ungefähr 24 Std. später entstehenden Puppe.

An der Puppenfärbung sind hauptsächlich drei Farbstoffklassen beteiligt: die Gallenfarbstoffe und Carotinoide (KAYSER, 1969) sowie die Melanine (BRECHER, 1917). Während der Carotinoidgehalt bei den einzelnen Färbungstypen stets gleich ist (KAYSER, 1969), variieren Gallenfarbstoffe (KAYSER, in Vorbereitung) und Melanine (BRECHER, 1917; DÜRKEN, 1919; OLTMER, 1968). Äußerlich am auffälligsten unterscheiden sich die Farbmodifikationen durch den unterschiedlichen Melanin-gehalt der Cuticula.

Aus der älteren Literatur (BRECHER, 1917, 1919; DÜRKEN, 1919) ist bekannt, daß die Puppenfärbung von *Pieris brassicae* vor allem durch die Lichtqualität bestimmt wird. Da das Licht bei diesem Vorgang nur einen Reiz darstellt, kann die Färbung durch geringe Intensitäten ausgelöst werden. Während bei *Pieris rapae* und *Vanessa urticae* die Farbe des Untergrundes wahrscheinlich nur über die Augen wirkt (OHTAKI, 1960; BÜCKMANN, 1960), rezipiert die Raupe von *Pieris brassicae* das die Puppenfärbung beeinflussende Licht sowohl über die Augen als auch über die Rumpfepidermis (OLTMER, 1968). Die verschiedenen Wellenlängen wirken über die Augen

und über die Rumpfepidermis im gleichen Sinne (OLTMER, 1968).

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit der Rezeption des Lichtes, dem ersten der bei der Puppenfärbung beteiligten Vorgänge. Kennzeichnend für die induzierte Lichtwirkung ist die Reaktion auf die verschiedenen Wellenlängen des Spektrums. Es soll nun untersucht werden, wie das Wirkungsspektrum des Lichtes aussieht, das die Melanisierung der Puppen bestimmt. Eine solche intensive Untersuchung des Spektrums vermittelt nicht nur eine genaue Kenntnis der Wirksamkeit der einzelnen Wellenlängen auf die Pigmentierung, sondern sie gibt auch - da die Pigmentierung eine Reaktion auf bestimmte Wellenlängen darstellt - Auskunft über das Farbunterscheidungsvermögen der Tiere. Außerdem läßt ein Aktionsspektrum auch auf den Umfang des sichtbaren Bereiches schließen. Genauere Aussagen über den Sehbereich der Tiere lassen sich jedoch erst nach weiteren Untersuchungen machen (z.B. Ableitungen von Rezeptorpotentialen und Absorptionsmessungen am Rezeptor).

Außer der Wirkungsweise verschiedener Wellenlängen auf die Melanisierung soll auch untersucht werden, welchen Spektralbereich die Augen wahrnehmen können. Hierbei interessiert besonders, welche Wirkung Wellenlängen oberhalb von 550 nm über die Augen auf die Melanisierung haben, da nämlich BÜNNING u. JOERRENS (1960) herausfanden, daß bei der phototaktischen und der photoperiodischen Reaktion der Pieris-Raupen nur Licht unterhalb von 550 nm wirkt.

Im Mittelpunkt der Untersuchungen steht die Frage nach dem Einfluß der Lichtrichtung auf die Melanisierung der Puppen. Das Aussehen des unmittelbaren Untergrundes müßte für die Melanisierung der Tiere, die sich unter natürlichen Bedingungen verpuppen, von großer Bedeutung sein. Es soll daher untersucht werden, ob das von ventral kommende Licht einen stärkeren Einfluß auf die Puppenfärbung hat, als das von dorsal kommende Licht. Frühere Autoren unterschieden nicht

zwischen von dorsal einfallendem und vom Untergrund reflektierten Licht. BRECHER (1916), WIESEN (1962) und OLTMER (1968) boten den Tieren in Versuchen mit Farbfiltern von ventral und von dorsal zugleich dieselbe Lichtqualität, oder sie ließen das melanisierungssteuernde Licht nur von ventral, nie aber abwechselnd aus verschiedenen Richtungen einwirken. So konnte bisher nicht geklärt werden, welches Licht für die Melanisierung der Puppen die größte Bedeutung hat: die von ventral oder die von dorsal einfallenden Strahlen.

In diesem Zusammenhang wird die Beteiligung der einzelnen Raupenaugen an der Lichtrezeption eingehend untersucht. GEISPITS (1957) sowie BÜNNING u. JOERRENS (1960) konnten bei Raupen von *Pieris brassicae* nur dann eine phototaktische Reaktion feststellen, wenn die Augen der Tiere unlackiert blieben. Es ist deshalb möglich, daß auch bei der Puppenfärbung die Wahrnehmung der Lichtrichtung vor allem über die Augen erfolgt.

Außerdem wird geprüft, wie Licht aus verschiedenen Richtungen über die Rumpfepidermis die Pigmentierung beeinflusst und wie sich die Tiere färben, wenn Rumpfepidermis und Augen getrennt gleichsinnig bzw. gegensinnig wirkenden Lichtverhältnissen ausgesetzt werden.

B. Material und Methoden

=====

1. Aufzucht des Tiermaterials

Der größte Teil der Versuchstiere stammte aus Gelegen der Zucht von W.A.L. DAVID, Entomological Field Station Cambridge. Weitere Eier überließ B. HURPIN, Station de Recherches de Lutte Biologique et de Biocoenotique, La Minière par Versailles.

Die ersten drei Larvenstadien wurden in Petrischalen ($\varnothing$ 10 cm) gehalten, die mit Filterpapier ausgelegt waren. Die 4. und 5. Stadien wurden in größeren, mit Gaze abgedeckten Gefäßen aufgezogen ($\varnothing$ 14 cm, Höhe 10 cm). Ein Sieb teilte jedes dieser Gefäße in einen großen oberen und einen kleinen unteren Raum. Im oben gelegenen Teil wurden die Tiere gefüttert, während der untere Gefäßteil als Kotfalle diente.

Die Tiere des 5. Stadiums wurden in großen Glasaquarien gehalten. Es ließ sich so leicht feststellen, wann die Raupen das Futter verliessen und zu wandern anfangen (nähere Beschreibung dieses Entwicklungsabschnittes durch POULTON, 1888; BRECHER, 1916; OLTMER, 1968).

Die Tiere wuchsen in den ersten drei Larvenstadien in Thermostaten bei 15°C und im 4. und 5. Stadium bei 23°C in einer relativen Luftfeuchtigkeit von 80-85% bzw. 60-65% auf (gemessen mit einem Lambrecht-Hygrometer).

Die Diapause wurde durch einen Langtag von 16 Std. verhindert (BÜNNING u. JOERRENS, 1960, 1962).

Die Tiere wurden nach Bedarf (ein bis zweimal am Tag mit Blättern von Blumenkohl (*Brassica oleracea* var. *botrytis*), Kohlrabi (Br. o. var. *gongylodes*) und Rosenkohl (Br. o. var. *gemmifera*) gefüttert. Die Art des Futters hat nach OLTMER (1968) keinen Einfluß auf die Melanisierung.

Die Imagines wurden zur Kopulation und Eiablage in einem Flugkäfig aus Perlonfliegendraht (1,40 x 1,30 x 1,80 m) gehalten.

Hauptlichtquelle und Heizung zugleich war eine 500 W Osram Glühbirne. Daneben brannten eine UV-Birne (Philips HPW 125 W), 2 Fluoreszenzröhren von je 20 Watt, eine Leuchtstoffröhre Osram Universal-Weiß (L 40 W/25) und eine Tageslichtröhre (Osram L 40 W/15). Der Flugraum war täglich 14 Std. erhellt.

Die Temperaturen schwankten zwischen 28° - 30°C am Tag und 20° - 22°C während der Nacht. Ein Ventilator beschleunigte ganztägig die Luftdurchmischung. Die relative Luftfeuchtigkeit betrug 60-80%. Die Schmetterlinge legten ihre Eier an Kohlblättern ab, die in einer Vase bereitstanden. Die Tiere wurden entweder mit einer Rohrzuckerlösung oder einer Honiglösung gefüttert.

2. Die Versuchsbedingungen

a) Die Lackierung der Stemmata

Bei den Versuchen, die klären sollten, wie die einzelnen Augen an der Rezeption des Lichtes, das die Melanisierung steuert, beteiligt sind, wurden die Stemmata der Raupen in verschiedenen Versuchen mit rotem, orangefarbenem, **blauen** und schwarzem Lack überstrichen. Die farbigen Lacke waren durchsichtig und hatten somit die Funktion von Farbfiltern. Die Farbstoffe Sudan III (rot), Sudanorange und Methylenblau lösten sich in farblosem Zaponlack. Es entstanden so völlig klare, durchsichtige Lacke, deren Transmissionspektren sich leicht bestimmen ließen, indem der Lack in einer gleichmäßig dünnen Schicht auf ein Deckgläschen aufgetragen und die trockene Farbschicht am Zeiss-Photometer PMO II gegen Luft gemessen wurde. (Transmissionskurven Abb. 1 u. 2).

Um zu prüfen, ob schwarzer Zaponlack bestimmte Wellenlängenbereiche bevorzugt durchlässt, falls er zu dünn und lichtdurchlässig aufgetragen wird, wurde auch sein Transmissionspektrum gemessen. Der Lack wurde hierfür auf einem Deckglas so dünn ausgestrichen, daß die Schicht transparent war.

Der Lack wurde unter einem binokularen Mikroskop bei 25-facher Vergrößerung mit einem Haar aufgetragen.

Zu Beginn der verschiedenen Versuchsserien wurde die Farbkappe nach dem Trocknen einige Male wieder abgehoben und unter dem Mikroskop im Durchlicht auf ihre Lichtdurchlässigkeit geprüft.

Die Lackierung war äußerst beständig, sie überdauerte die Verpuppung und hing stets noch fest an der abgeworfenen Raupenexuvie.

b) Die Versuchsanordnungen

Die Versuche wurden mit Tieren des 5. Larvenstadiums durchgeführt. Die Tiere waren von Beginn der Wanderphase bis zum Spinnen des Gürtelfadens in den Versuchsbedingungen.

(1) Das Wirkungsspektrum, also die Wirkung verschiedener Wellenlängen auf die Melanisierung der Kohlweißlingspuppen, wurde in einer Xenonlampen-Monochromatoranlage aufgenommen (nähere Beschreibung der Anlage: RASCHKE, 1967). Bei diesen Versuchen wurden die Tiere quantengleich bestrahlt. Die Quantenstromdichte betrug $4,0 \cdot 10^{-10} \text{ Mol.cm}^{-2}.\text{sec}^{-1}$. Wegen der zu erwartenden Breite des wirksamen Wellenlängenbereiches war es nicht möglich, von allen in Frage kommenden Wellenlängen eine Lichtdosiseffektkurve zu ermitteln. Deshalb wurde in zwei wirksamen Spektralbereichen, in einem Blaufeld und einem Orangefeld, geprüft, bei welcher Quantenstromdichte der Sättigungsbereich der Orange- und Blaulichtwirkung erreicht ist. In diesen Vorversuchen stellte es

sich heraus, daß $3,5 \cdot 10^{-10}$ Mol Quanten. $\text{cm}^{-2}.\text{sec}^{-1}$ in beide Wellenlängenbereichen die größtmögliche Wirkung hervorrufen.

Wie Abb. 3 u. 4 zeigen, war das Lichtfeld der Monochromatoranlage nicht homogen. Vor allem zum Rand hin fiel die Intensität stark ab. Deshalb konnte nur ein Teil dieses Lichtfeldes zur Bestrahlung der Raupen genutzt werden. Innerhalb dieses brauchbaren Feldes schwankte die Intensität bis zu 10% um den Sollwert. Daher wurde die durchschnittliche Quantenstromdichte auf $4,0 \cdot 10^{-10}$ Mol. $\text{cm}^{-2}.\text{sec}^{-1}$ erhöht, so daß an keiner Stelle des Feldes weniger als $3,6 \cdot 10^{-10}$ Mol Quanten. $\text{cm}^{-2}.\text{sec}^{-1}$ eingestrahlt wurden.

Die Blauanlage (Bereich: $\lambda = 350 - 650$ nm) lieferte ein brauchbares Lichtfeld mit einem Durchmesser von 24 cm, die Rotanlage (Bereich: $\lambda = 530 - 900$ nm) ein Lichtfeld von 20 cm Durchmesser (Abb. 3 u. 4).

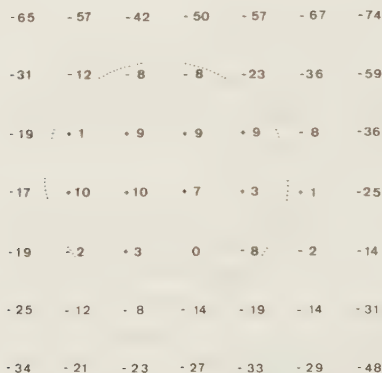


Abb. 3: Ausleuchtung des Lichtfeldes der Blauanlage.

Abweichungen in % von der Quantenstromdichte $4,0 \cdot 10^{-10}$ Mol. $\text{cm}^{-2}.\text{sec}^{-1}$ (= 0%). In das Feld eingezeichnet ist die Grenzlinie des zur Bestrahlung benutzten Bereichs.



Abb. 4: Ausleuchtung des Lichtfeldes der Rotanlage.

Abweichungen in % von der Quantenstromdichte $4,0 \cdot 10^{-10} \text{ Mol.cm}^{-2}.\text{sec}^{-1}$ (= 0%). In das Feld eingezeichnet ist die Grenzlinie des zur Bestrahlung benutzten Bereichs.

Zur Bestrahlung der Versuchstiere wurden Interferenzfilter mit den recht schmalen Halbwertsbreiten von 8 - 18 nm benutzt. Filter mit noch schmalere Halbwertsbreiten bzw. völlig monochromatischen Banden erschienen nicht notwendig, da die bisher bekannten biologischen Photorezeptoren keine scharf gegeneinander abgegrenzten Absorptionsbanden aufweisen.

Die Versuchsschalen wurden mit nichtfluoreszierendem Filterpapier so flach ausgelegt, daß sich zwischen Unterlage und Deckgaze nur eine Raupe verpuppen konnte. Als Deckgaze diente dünner Gardinenstoff. Im UV-reichen Teil des Spektrums wurde wegen der starken Fluoreszenz des Stoffes Perlongaze benutzt.

Das Licht fiel senkrecht von oben ein. Alle Tiere saßen während der Versuche in horizontaler Lage, so daß sich ihre

Körperlängsachse stets in einem Winkel von 90° zum einfallenden Licht befand.

Die Versuchstemperatur schwankte zwischen 22° und 23°C .

Die frischen Puppen blieben bis zur völligen Melanisierung und Härtung der Cuticula (24 Std.) bei der Versuchstemperatur liegen und wurden dann bis zur Auswertung im Kühlschrank aufbewahrt.

(2) In den Versuchen, in denen der Einfluß der Lichtrichtung auf die Melanisierung untersucht wurde, verpuppten sich die Tiere in einem innen schwarz gestrichenen Holzkasten (1,27 m x 0,86 m x 0,77 m). In diesem Versuchskasten brannte während der Dauer der Versuche an zwei gegenüberliegenden Seiten in vertikaler Stellung jeweils eine 1,20 m lange Leuchtstoffröhre (Osram Universal-Weiß L 40 W/25). Der Versuchsraum hatte eine Temperatur von $23 \pm 1^{\circ}\text{C}$ und eine relative Luftfeuchtigkeit von 65% bis 75%, wobei jedoch Temperatur und Luftfeuchtigkeit nach OLTNER (1968) nur wenig Einfluß auf die Melanisierung der Puppen haben sollen.

Als Versuchsgefäße dienten Petrischalendeckel, die uhrglasförmig mit weißem Filterpapier oder schwarzem Samtpapier ausgelegt waren und mit Diolengaze abgedeckt wurden. Bei einigen Versuchen war es notwendig, eine gleichartige Beschaffenheit des Untergrundes durch Auslegung des Schalenbodens mit schwarzgefärbter Diolengaze zu gewährleisten. Die Versuchsschalen wurden mit der Diolengaze zur Lichtquelle 13 cm von der Leuchtstoffröhre in vertikaler Lage eingespannt. Die Versuchstiere dieser Serie waren so einer energiegleichen Strahlung von $1000 \text{ erg} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$ ausgesetzt. Sie zeigten in Vorversuchen auch bei geringerer Energieeinstrahlung keine anderen Reaktionen, so daß alle Versuche im Sättigungsbereich der Weißlichtwirkung stattfanden.

3. Die Definition der Melanisierungsklassen

Die Tiere reagieren auf unterschiedliche Lichtbedingungen, indem sie mehr oder weniger Melanin in die Puppencuticula einlagern und dadurch heller oder dunkler erscheinen. Die Stärke der Melanisierung ist also die Reaktion der Tiere, die untersucht wurde.

Der genaue quantitative Nachweis des Melanins in der Puppencuticula ist nicht möglich. Hinzu kommt, daß ein hoher Anteil der Puppen kurz nach Beendigung des Versuchs stirbt, so daß die Versuchsergebnisse rasch ausgewertet werden müssen. Aus diesen Gründen arbeiteten alle Forscher, die sich mit dem Problem des Polychroismus bei *Pieris brassicae* beschäftigten, nicht quantitativ, sondern stufen die Puppen nach ihrem Aussehen ein (POULTON, 1888; BRECHER, 1916; DÜRKEN, 1916; WIESEN, 1962). OLTMER (1968) bestimmte die Melanisierungsstärke an Hand eines bei jeder Puppe wiederkehrenden Melaninfleckenmusters. Dieses Muster ist bei schwach melanisierten Tieren unvollständig, bei sehr stark melanisierten Tieren dagegen ganz ausgebildet.

OLTMER ordnete nun nach den verschiedenen Ausbildungsstufen des Musters die Versuchstiere in 5 Melanisierungsklassen ein. Zur Klasse 1 zählte er die Tiere, deren Fleckenmuster am unvollständigsten ist, zur Klasse 5 diejenigen, die ein vollständiges Muster ausbilden.

Zur Beschreibung der Versuchstiere wandte ich das Prinzip der Klasseneinteilung etwas modifiziert auch bei meinen Untersuchungen an und grenzte 5 Melanisierungsklassen gegeneinander ab. Bei der Aufnahme des Aktionsspektrums erwies sich diese Einteilung als zu groß. Um die Genauigkeit der Aussage zu erhöhen und feine Unterschiede in der Melanisierung deutlicher werden zu lassen, war es notwendig, jede der 5 Klassen nochmals zu unterteilen und damit ihre Anzahl zu verdoppeln. Im folgenden werden im

Anschluß an die Definition jeder der 5 Melanisierungsklassen die Kriterien für die Unterteilung der jeweiligen Klasse aufgeführt.

Melanisierungsklasse 1

Die Mittelflecke der Abdominalsegmente 5 - 8 sind nicht alle vorhanden. Ebenso fehlen die thorakalen Mittelflecke.

Melanisierungsklasse 1,0: Nicht mehr als 3 abdominale Mittelflecke sind vorhanden.

Melanisierungsklasse 1,5: Mehr als 3, jedoch nicht alle abdominalen Mittelflecke sind vorhanden.

Melanisierungsklasse 2

Die Mittelflecke der Abdominalsegmente 5 - 8 sind alle ausgebildet. Sie sind jedoch nicht größer als die übrigen Flecke der jeweiligen Segmente. Die thorakalen Mittelflecke fehlen.

Melanisierungsklasse 2,0: Außer dem Mittelfleck sind weniger als 10 Flecke auf einem der Abdominalsegmente vorhanden.

Melanisierungsklasse 2,5: Außer dem Mittelfleck sind 10 und mehr Melaninflecke auf einem der Abdominalsegmente vorhanden.

Melanisierungsklasse 3

Die Mittelflecke der Abdominalsegmente 5 - 8 sind größer als die übrigen Flecke dieser Segmente. Höchstens 3 abdominale Mittelflecke sind $\frac{1}{3}$ so lang wie die jeweiligen Segmente.

Melanisierungsklasse 3,0: Alle abdominalen Mittelflecke sind größer als die übrigen Flecken dieser Segmente. Höchstens 1 Mittelfleck ist $\frac{1}{3}$ so lang wie das Segment.

Melanisierungs-klasse 3,5: 2 oder 3 abdominale Mittelflecke sind $\frac{1}{3}$ so lang, wie das jeweilige Segment.

Melanisierungs-klasse 4

Die Länge von 4 abdominalen Mittelflecken muß mindestens $\frac{1}{3}$ der Segmentlänge betragen. Höchstens 3 abdominale Mittelflecke haben nach vorn zwei Fortsätze und sind halb so lang wie das Segment. Der 3. thorakale Mittelfleck muß vorhanden sein.

Melanisierungs-klasse 4,0: Mehr als 3 abdominale Mittelflecke sind $\frac{1}{3}$ so lang wie das jeweilige Segment. Höchstens 1 abdominaler Mittelfleck ist halb so lang wie das jeweilige Segment.

Melanisierungs-klasse 4,5: 2 oder 3 abdominale Mittelflecke sind halb so lang wie das Segment.

Melanisierungs-klasse 5

Alle 3 thorakalen Mittelflecke sind ausgebildet. Die Mittelflecke der Abdominal-segmente 5 - 8 sind halb so lang wie das Segment. Sie stoßen mit ihren beiden Fortsätzen an die vordere Segmentgrenze an.

Melanisierungs-klasse 5,0: Die abdominalen Mittelflecke der Segmente 5 - 8 sind halb so lang wie das jeweilige Segment.

Melanisierungs-klasse 5,5: Neben den abdominalen Mittelflecken der Segmente 5 - 8 ist auch der Mittelfleck des Abdominal-segmentes 4 halb so lang wie das Segment.

Die Einstufung der Versuchstiere in Melanisierungs-klassen wurde unter einem binokularen Mikroskop bei 12,5-facher Vergrößerung vorgenommen. Um Irrtümer zu vermeiden, wurden die Puppen eines jeden Versuchs an zwei verschiedenen Tagen je einmal ausgewertet. Bei unterschiedlichen Ergebnissen erfolgte eine weitere Bestimmung.

4. Statistische Auswertung der Ergebnisse

Zunächst wurde das arithmetische Mittel der Klassenzugehörigkeit nach folgender Formel errechnet:

$$\bar{x} = \frac{\sum nx}{n}$$

$\bar{x}$ = Mittelwert der Klassenzugehörigkeit der Versuchstiere,
 x = Klassenzugehörigkeit der Versuchstiere,
 n = Anzahl der Versuchstiere.

Danach erfolgte die Berechnung der Standardabweichungen in Melanisierungsklassen nach der Formel:

$$s = \sqrt{\frac{\sum nx^2 - \frac{(\sum nx)^2}{n}}{n-1}}$$

s = Standardabweichung in Melanisierungsklassen,
 n = Anzahl der Versuchstiere,
 x = Klassenzugehörigkeit der Versuchstiere.

Der Standardfehler des Mittelwertes ($s_{\bar{x}}$) wurde nach folgender Formel berechnet:

$$s_{\bar{x}} = \frac{s}{\sqrt{n}}$$

s = Standardabweichung der Einzelwerte,
 n = Anzahl der Versuchstiere.

Die Prüfung der Signifikanz von Unterschieden wurde mit Hilfe des t-Tests nach folgender Formel durchgeführt:

$$t = \frac{\bar{x}_A - \bar{x}_B}{s} \cdot \sqrt{\frac{n_A \cdot n_B}{n_A + n_B}}$$

dabei ist

$$S = \sqrt{\frac{\left[\sum x_A^2 - \frac{(\sum x_A)^2}{n_A} \right] + \left[\sum x_B^2 - \frac{\sum x_B}{n_B} \right]}{n_A + n_B - 2}}$$

$\bar{x}_A, \bar{x}_B$ = Mittelwert der Klassenzugehörigkeit der Versuchstiere,

x_A, x_B = Klassenzugehörigkeit der Versuchstiere,

n_A, n_B = Anzahl der Versuchstiere.

Als signifikant wurden Unterschiede beurteilt, bei denen der t-Test eine Irrtumswahrscheinlichkeit gleich 5% oder kleiner ergab.

C. Ergebnisse

1. Die Wirkung verschiedener Wellenlängen auf die Melanisierung

In den folgenden Versuchen wurde die Wirkung von Wellenlängen eines umfangreichen Spektralbereiches auf die Melanisierung geprüft. Eine größere Anzahl von Tieren wurde in einem Wellenlängenbereich von 383 - 748 nm in Abständen von durchschnittlich 23 nm mit monochromatischem Licht gleicher Quantenstromdichte bestrahlt.

Die Wirksamkeit einiger weniger Spektralbereiche wurde zwar schon früher untersucht (DÜRKEN, 1916; BRECHER, 1920; WIESEN, 1962), jedoch kommt diesen Versuchen ein geringer Wert zu, da sie nur mit farbigen Lösungen und einfachen Farbgläsern durchgeführt werden konnten. Diese untersuchten Bereiche waren keine schmalbandigen Abschnitte, sondern umfaßten eine große Anzahl von Wellenlängen. Auf diese Weise wurde die Wirkung von gelbem, rotem, blauem und ultraviolett Licht untersucht. Dagegen wurde nie die Wirkung einzelner Wellenlängen oder schmalbandiger Wellenlängenbereiche des gesamten sichtbaren Spektrums durchgehend geprüft.

Die Untersuchung des Wirkungsspektrums zeigt eindeutig, daß es einen Spektralbereich gibt, der die Melanisierung fördert und daß es einen Bereich gibt, der die Melanisierung hemmt (Abb. 5).

Die Tiere, die sich im Bereich zwischen 383 nm und 480 nm verpuppen, sind signifikant dunkler als die im Dauerdunkel entstandenen Puppen. Dagegen sind die Tiere, die bei Wellenlängen von 520 nm - 711 nm entstehen, signifikant heller als Dunkeltiere.

Die Befunde verdeutlichen außerdem, daß die melanisierungshemmende Wirkung des langwelligen Bereichs - auf die

Dunkeltiere bezogen - wesentlich größer ist als die melanisierungsfördernde Wirkung des kurzwelligen Lichtanteils.

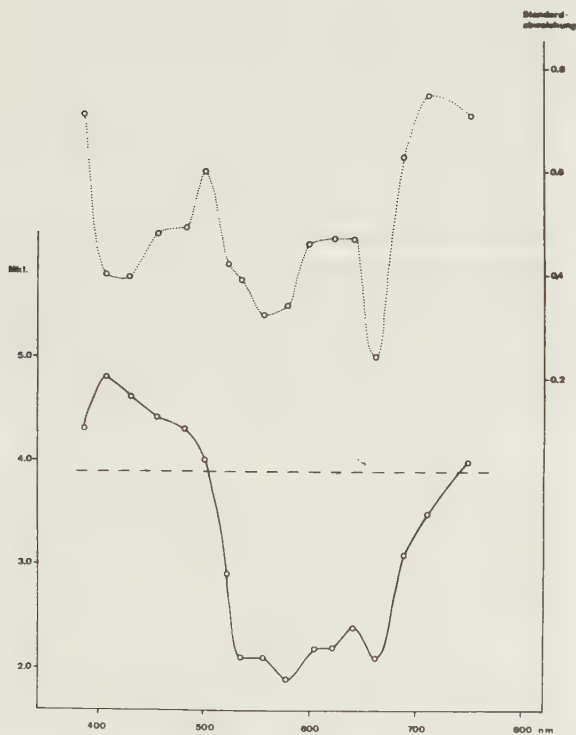


Abb. 5: Das Wirkungsspektrum des die Melanisierung bestimmenden Lichtes (untere Kurve). Die Meßpunkte geben den Mittelwert der Klassenzugehörigkeit wieder. Der Verlauf der oberen Kurve zeigt die Standardabweichungen der Einzeltiere an.

a) Der Umfang des wirksamen Spektralbereiches

Bei den Untersuchungen über die Wirkung des Lichtspektrums konnte festgestellt werden, daß Licht der Wellenlängen von 383 nm - 748 nm die Pigmentierung der Versuchstiere beeinflusst (Tab. 1 u. 2, Abb. 5). Wie Abb. 5 zeigt, muß aber der wirksame Spektralbereich, also der Wellenlängenbereich, der die Melanisierung der Kohlweißlingspuppen beeinflusst, noch über den untersuchten Teil des Spektrums hinausgehen.

Die Grenze der Wirksamkeit kurzwelliger Strahlung war nicht feststellbar, da die benötigte Quantenstromdichte unterhalb von 383 nm nicht mehr verfügbar war. Abbildung 5 und Tabelle 1 verdeutlichen, daß Licht von 383 nm jedoch noch deutlich melanisierungsfördernd wirkt. Die bei dieser Wellenlänge entstandenen Tiere unterscheiden sich signifikant von den Dunkeltieren. Dieses Ergebnis läßt darauf schließen, daß die Tiere auch noch Wellenlängen unterhalb 383 nm wahrnehmen können, und daß sich dieser Wellenlängenbereich auch auf die Pigmentierung auswirkt.

Während die Wirkung ultravioletten Lichtes auf die Melanisierung der Puppen nur im nahen UV-Licht untersucht werden konnte, gelang es, den Wirkungsbereich des langwelligen Lichtes lückenlos festzustellen. Hier sprechen die Ergebnisse dafür, daß Wellenlängen oberhalb von 748 nm unwirksam sind, da sich die Pigmentierung der Tiere bei 748 nm und der im Dauerdunkel entstandenen Puppen nicht mehr unterschied. Bei 711 nm war dagegen noch eine Lichtwirkung nachweisbar.

b) Der melanisierungsfördernde Wirkungsbereich des Spektrums

Eine melanisierungsfördernde Lichtwirkung liegt vor, wenn der untersuchte Lichtreiz eine stärkere Pigmentierung auslöst als Dauerdunkel. Wie Abb. 5 und Tab. 1 verdeutlichen,

haben Wellenlängen unterhalb von 498 nm diese Wirkung.

Inwieweit ultraviolette Strahlen unterhalb von 383 nm melanisierungsfördernd wirken, konnte nicht ermittelt werden. Die melanisierungsfördernde Lichtwirkung nimmt oberhalb von 383 nm zu und erreicht bei 404 nm ein Maximum. Von diesem Maximum sinkt sie dann kontinuierlich zum langwelligen Bereich hin ab. Bei 498 nm liegt der Mittelwert der Melanisierungsklassen nur noch knapp über dem der Dunkeltiere. Beide Versuchsgruppen unterscheiden sich nicht mehr signifikant. Eine melanisierungsfördernde Wirkung konnte also nur von 383 nm - 400 nm nachgewiesen werden.

Die Befunde zeigen, daß sich die Wirkungen der untersuchten Wellenlängen in diesem Bereich nur wenig unterscheiden. Der Unterschied zwischen der stärksten und der schwächsten melanisierungsfördernden Wirkung drückt sich nur in einer halben Melanisierungsklasse aus.

Tabelle 1: Die Wirkung der Wellenlängen von 383 nm - 498 nm auf die Melanisierung der Kohlweißlingspuppen.
(DD = Dauerdunkel, HW = Halbwertsbreite der Interferenzfilter).

Wellenlänge in nm	HW (nm)	Anzahl d. überlebenden Tiere	Verteilung auf die Melanisationsklassen in %					Mittelwert d. Klassenzugehörigkeit	Standardabweichung
			3,0	3,5	4,0	4,5	5,0	5,5	
383	8	83	10,84	13,25	14,46	33,74	22,89	4,82	0,7
404	16	95			9,47	34,74	45,26	10,53	0,4
427	17	92			16,30	44,57	34,78	4,35	0,4
453	13	93		9,68	29,03	38,71	20,43	2,15	0,5
480	12	104		15,38	35,58	30,77	17,31	0,96	0,5
498	15	138	5,80	34,78	22,46	21,74	15,22		0,6
DD		123	13,82	31,71	27,64	15,45	11,38		0,6

c) Der melanisierungshemmende Spektralbereich:

Die melanisierungshemmende Lichtwirkung beginnt im Wellenlängenbereich zwischen 498 nm und 520 nm. Sie endet bei 748 nm (Tab. 2, Abb. 5, Abb. 8).

Der Übergang von melanisierungsfördernder und melanisierungshemmender Strahlung erfolgt innerhalb eines kleinen Spektralbereiches. Ein Wellenlängenunterschied von nur 22 nm bewirkt eine Abnahme der Melanisierung um eine volle Klasse und nach weiteren 13 nm sind die Tiere nochmals um eine Klasse schwächer melanisiert. In diesem Bereich (bei 533 nm) ist die melanisierungshemmende Wirkung jedoch noch nicht am größten. Sie hat ihr Maximum bei 577 nm, also im gelbgrünen Bereich.

Die Pigmentierung nimmt im Gelben und Orangefarbenen wieder etwas zu und sinkt dann bei 661 nm erneut auf einen Minimalwert. Die Wirkung der melanisierungshemmenden Strahlung läßt oberhalb von 661 nm nach und ist bei 748 nm nicht mehr feststellbar.

Auch im melanisierungshemmenden Bereich unterscheiden sich die Wirkungen der einzelnen Wellenlängen wenig. Der Mittelwert der Klassenzugehörigkeit schwankt im Bereich von 533 nm - 661 nm nur um eine halbe Melanisationsklasse.

Diese Befunde rechtfertigen die Unterteilung des wirksamen Spektrums in einen melanisierungsfördernden und einen melanisierungshemmenden Anteil. Zwischen beiden Wirkungsbereichen liegt ein schmaler Übergangsbereich. Ein weiterer Übergangsbereich beginnt oberhalb von 661 nm. Er kennzeichnet das Absinken der melanisierungshemmenden Wirkung und den Anfang der Dunkelwirkung.

d) Die Streuung der Melanisierungsklassen

Die Standardabweichung der Melanisierungsklassen ist nicht bei allen Wellenlängen gleich, sondern sie schwankt zwischen 0,2 und 0,8 Melanisierungsklassen (Abb. 5, obere Kurve). Sie ist dort am niedrigsten, wo die melanisierungsfördernde oder die melanisierungshemmende Wirkung am größten ist. Dagegen hat sie ihre Höchstwerte an den Übergangsstellen von entgegengesetzt wirkenden Bereichen. So erreicht die Streuung einen Höchstwert bei 498 nm, wo die melanisierungsfördernde Strahlungswirkung zu Ende geht und die melanisierungshemmende Lichtwirkung beginnt. Ebenso steigt sie im langwelligen Bereich dort an, wo die melanisierungshemmende Lichtwirkung abnimmt und die Dunkelwirkung anfängt (bei 687 und 711 nm).

2. Der Einfluß der Lichtrichtung auf die Melanisierung

Bei ihren Untersuchungen über die Puppenfärbung von *Pieris brassicae* beobachteten WOOD (1867) und POULTON (1887) nur die Wirkung des von der Unterlage reflektierten und des diffusen Lichts. Auch spätere Autoren (BRECHER, 1919; DÜRKEN, 1919; WIESEN, 1962; OLTMER, 1968) unterschieden nicht zwischen von dorsal und von ventral einwirkendem Licht. Es sollte deshalb geklärt werden, ob die Färbung der Tiere mehr von ventral wirkendem oder mehr von dorsal einfallendem Licht bestimmt wird.

Zur Untersuchung der Frage nach der Bedeutung der Reizrichtung benutzte ich die Reizkombination: schwarzer Untergrund in heller Umgebung. Bereits BRECHER (1919) und OLTMER (1968) hatten erkannt, daß sich diese Reizsituation stark melanisierungsfördernd auswirkt. Beide Reizkomponenten, nämlich Dunkelheit aus der einen und Helligkeit aus der anderen Richtung wurden nun vertauscht, so daß sich die Tiere

in zwei verschiedenen Reizsituationen verpuppten: nämlich Schwarz von ventral und Weiß von dorsal oder Weiß von ventral und Schwarz von dorsal.

Die Tiere verpuppten sich in den Versuchsschalen so, daß sie entweder mit der Ventralseite auf dem schwarz ausgelegten Schalenboden und der Dorsalseite zum Licht oder mit der Dorsalseite zum schwarzen Schalenboden und der Ventralseite zum Licht saßen. Um eine gegenseitige Lichtbeeinflussung auszuschließen, wurden die Raupen einzeln in Versuchsschalen gesetzt.

Die Versuchsergebnisse zeigen (Tab. 3 u. Abb. 9), daß die Tiere, die sich in der Nähe einer schwarzen Fläche verpuppen, bedeutend stärker melanisiert sind als die auf Weiß entstandenen Kontrolltiere, gleich ob sich diese schwarze Fläche ventral oder dorsal von den Versuchstieren befindet. Die Befunde zeigen außerdem, daß die Reizkombination

Schwarz von ventral - Helligkeit von dorsal
stärker melanisierend wirkt als die Kombination

Helligkeit von ventral - Schwarz von dorsal.

Somit wird deutlich, daß die Reizrichtung einen entscheidenden Einfluß auf die Melanisierung hat: die Tiere richten sich mehr nach den von ventral einwirkenden als nach den von dorsal einwirkenden Lichtverhältnissen.

Die starke Melanisierung der Puppen auf schwarzem Untergrund kann - verglichen mit den auf Weiß verpuppten Tieren - nicht durch die geringere Gesamthelligkeit verursacht worden sein, da die in völliger Dunkelheit entstandenen Tiere bedeutend schwächer pigmentiert sind.

Alle in Tabelle 3 aufgeführten Versuchsgruppen sind gegeneinander statistisch im t-Test signifikant unterschieden.

Tabelle 3: Der Einfluß der Lichtrichtung auf die Melanisierung der Kohlweißlingspuppen. (DD = Dauerdunkel).

Versuchs- an- ordnung	Anzahl d. über- leben- den Tiere	Verteilung auf die Melanisie- rungsklassen in %					Mittel- wert d. Klassen- zugehörig- keit	Stan- dard- abwei- chung
		1	2	3	4	5		
DD	56		9,93	37,50	41,07	12,50	3,6±0,1	0,8
Weißer Un- tergrund Licht von dorsal	61	3,27	26,23	45,91	21,32	3,27	3,0±0,1	0,9
Schwarz von ventral Licht von dorsal	64				26,56	73,44	4,7±0,05	0,4
Schwarz von dorsal Licht von ventral	57			7,02	71,93	21,05	4,1±0,07	0,5

Auffällig war, daß sowohl die Dunkeltiere als auch die in weißer Umgebung entstandenen Puppen eine relativ hohe Standardabweichung aufwiesen, d.h. sehr uneinheitlich melanisiert waren. Dagegen ließen sich die in der Nähe von Schwarz verpuppten Tiere bis auf wenige Ausnahmen in nur 2 Melanisierungsklassen einordnen. GIERBERG (1928) beobachtete dieselbe hohe Streuung bei Dunkeltieren von *Carausius morosus*, was er darauf zurückführte, daß Tiere, die sich in der Dunkelheit entwickeln, sich in einem labilen Zustand befinden.

3. Die Augen der Raupen

In den vorigen Untersuchungen wurde die Bedeutung der Licht- richtung bei der Melanisierungssteuerung festgestellt. Es sollte nun geklärt werden, wie die Lichtsinnesorgane bei der Vermittlung der Licht- richtung beteiligt sind.

Nach OLTMER (1968) wird das melanisierungssteuernde Licht von zwei Organen wahrgenommen: den Augen und dem Hautlicht- sinn: Im folgenden sollte die Rolle der Augen bei der Re- zeption der Licht- richtung untersucht werden und daher zu- nächst das Aussehen und die Lage dieser Sinnesorgane be- schrieben werden.

a) Allgemeines

Die Augen der Lepidopterenraupen werden als Stemmata be- zeichnet. Es handelt sich dabei um Einzelaugen, die ähnlich den Ommatidien der Komplexaugen gebaut sind (WEBER, 1954). Die Stemmata sind, außer bei einigen Nematocerenlarven, die einzigen Sehorgane der Holometabolenlarven (WEBER, 1933). Sie treten im typischen Fall in 6-Zahl auf und verschwinden mit der Umwandlung zur Imago.

Die 6 Stemmata der Larven von *Pieris brassicae* sind bereits im Larvenstadium 1 alle ausgebildet. Sie liegen lateral auf

der unteren Hälfte (Stadium 1 - 4) der Kopfkapsel. Ihre Größe nimmt mit jeder Häutung, ebenso wie die der Kopfkapsel, zu. Auch die Abstände der einzelnen Augen zueinander vergrößern sich.

b) Lage und Größe der Stemmata im letzten Larvenstadium

Im Larvenstadium 5 sitzen die Stemmata am ventralen Teil der Kopfkapsel in einem stark melanisierten Cuticulabereich. Dieser lichtundurchlässige Teil der Cuticula beginnt an dem paarigen Tasthaar beiderseits der Mundwerkzeuge und nimmt das untere Drittel der Kopfkapsel ein (Abb. 6 u. 7). Er erstreckt sich damit vom untersten bis kurz hinter das oberste Stemma.

Die Wölbung der Linse ragt aus einem 70 μm hohen Cuticula-zylinder hervor. Diese röhrenförmige Cuticulaerhebung ist ebenfalls melanisiert und bewirkt somit, daß nur von vorne her kommende Lichtstrahlen auf das Rhabdom fallen. Sie grenzt das Sehfeld der Stemmata ein und erfüllt damit die Aufgabe der Haupt- und Nebenzellen in den Ommatidien der Komplexaugen. Jedes dieser Cuticularohre steht in einer bestimmten Richtung von der Kopfkapsel ab und erlaubt so Rückschlüsse auf die Richtung des von den Stemmata rezipierten Lichtes.

Die Stemmata liegen ungefähr auf der Peripherie einer Ellipse deren Hauptachse im letzten Larvenstadium 270 μm lang ist. In den folgenden Untersuchungen sind die Stemmata durch Nummern bezeichnet. Die Nummerierung richtet sich nach dem Abstand der Augen vom Untergrund. Das am weitesten ventral sitzende Stemma hat die Nr. 1, das am weitesten dorsal gelegene die Nr. 6. Die Reihenfolge der Augen von ventral nach dorsal läßt sich feststellen, indem man den untersten Punkt der Kopfkapsel mit ihrem obersten Punkt verbindet und auf diese Gerade von jedem Stemma das Lot fällt. Dies

wurde auf einer mit einem Zeichenspiegel und deshalb in genauen Größenverhältnissen angefertigten Zeichnung der Kopfkapsel durchgeführt (Abb. 6 u. 7).

Die Abbildung 6 zeigt außerdem die Kopfhaltung der Raupen während der sensiblen Phase. In dieser Zeit ist Sterma 1 senkrecht auf den Untergrund gerichtet. Die Stermata 2 und 4 blicken schräg nach unten und Sterma 5 zeigt in horizontale Richtung.

Die Stermata 3 und 6 unterscheiden sich in ihrem Aussehen etwas von den übrigen Augen. Ihre Cornea ist eingekerbt und erscheint dreiteilig. Möglicherweise sind hier aber auch drei Sensillen mit je einem eigenen dioptrischen Apparat zusammengetreten. In diesem Fall würde es sich nicht um Einzelaugen handeln, sondern um kleine, einfache Komplexaugen. Bis zur Klärung dieser Frage sollen jedoch alle Augen der Pieris-Raupe weiterhin als Stermata bezeichnet werden.

Die Cornea der Stermata 3 und 6 liegt nicht wie die der anderen Augen auf einer Cuticularöhre, sondern sitzt direkt der Kopfkapsel auf. Sterma 6 ist nach oben gerichtet, Sterma 3 nach der Seite. Das Gesichtsfeld der Pieris-Larve ist also, wie auf den Abb. 6 u. 7 ersichtlich, recht ausgedehnt.

Alle Stermata sind nahezu gleich groß. Der Corneadurchmesser der Stermata 2 - 6 beträgt ca. 100 μm , der des Sterma 1 ca. 95 μm . Es wurden Messungen bei fünf Tieren unternommen, wobei die Werte kaum schwankten. Stets war Sterma 1 ein wenig kleiner als die übrigen Augen.

Bei denselben fünf Raupen wurde auch die Höhe der Kopfkapsel ermittelt. Auch hier waren kaum Unterschiede feststellbar. Die Kopfhöhe betrug 2,15 mm und die Höhe des schwarzen Augenfeldes 0,75 mm. Auch die Abstände der einzelnen Stermata voneinander waren bei allen Tieren gleich.

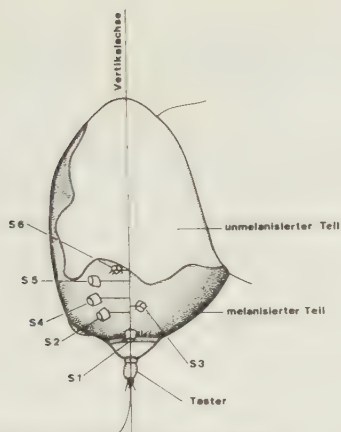


Abb. 6: Kopfkapsel des 5. Larvenstadiums von *Pieris brassicae* von der Seite gesehen (S = Stermma).

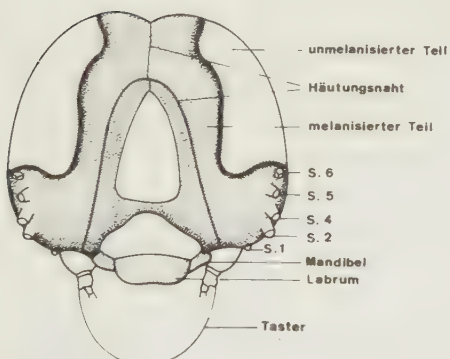


Abb. 7: Kopfkapsel des 5. Larvenstadiums von vorn gesehen. Die Grenze zwischen melanisierter und unmelanisierter Kopfkapselform ist besonders hervorgehoben.

4. Die Wirkung der Lackierung dorsaler und ventraler Stemmata auf die Melanisierung

Dieselbe Wirkung wie starke Belichtung und schwarzer Untergrund konnte bei verschiedenen Tierarten durch teilweises Lackieren der Augen erzielt werden. K.v.FRISCH (1911) erreichte dies durch Verkleben der unteren Augenhälfte bei Forellen und M. ATZLER (1931) durch Lackierung der unteren Augenhälfte von *Carausius morosus*. Die Meeresassel *Idotea tricuspidata* reagierte bei Lackierung sowohl der unteren als auch der oberen Augenhälfte mit Dunkelwerden des Integuments (BAUER, 1905).

Während diese Versuchsobjekte entweder hochentwickelte Linsen-
augen oder Komplexaugen haben, besitzt die *Pieris*-Larve 6
verstreut liegende Einzelaugen. Wie bereits besprochen,
liegen diese Einzelaugen im ventralen Drittel der Kopfkapsel.
Drei von ihnen (Stemma 1, 2 u. 4) sind auf den Untergrund
gerichtet und zwei (Stemma 3 u. 5) liegen so, daß auch sie
von ventral einfallendes Licht wahrnehmen können. Es ist
daher denkbar, daß der größte Teil des rezipierten Lichts,
bedingt durch die Lage der Augen, vom Untergrund kommt.
Falls die unterschiedliche Reaktion auf die verschiedenen
Lichtrichtungen über die Stemmata hervorgerufen wird, muß
damit nicht unbedingt eine physiologische Ungleichwertigkeit
der unteren und oberen Stemmata verbunden sein. Es ist
auch möglich, daß durch die Anordnung der Augen an der Kopf-
kapsel diese unterschiedlichen Reaktionen bedingt
werden.

Es sollte deshalb geprüft werden, ob durch Lackierung, d.h.
Blendung einiger Stemmata, eine Reizsituation entsteht,
welche die Melanisierung fördert oder ob die dunkelsten
Puppen bei Lackierung aller Stemmata entstehen. Auf diese
Weise kann außerdem festgestellt werden, ob die Reaktion auf
dunklen Untergrund bei sonst heller Umgebung überhaupt durch

die Augen vermittelt wird, da die Tiere außer dem Augenlichtsinn wahrscheinlich noch einen Hautlichtsinn haben (WIESEN, 1962; OLTMER, 1968).

Lackierungsversuche können auch Aufschluß auf die Wirkungsweise des schwarzen Untergrundes geben. BRECHER (1919) und WIESEN (1962) hielten es für möglich, daß schwarze Flächen selektiv UV-Strahlen reflektieren, die eine starke Melanisierung hervorrufen. OLTMER (1968) glaubt dagegen, daß schwarzer Untergrund durch seinen Kontrast mit der hellen Umgebung melanisierungsfördernd wirkt.

Zur Untersuchung dieser Probleme wurden die drei am weitesten ventral oder die drei am weitesten dorsal liegenden Augen der Versuchstiere mit schwarzem Zaponlack überstrichen. Weiterhin wurde untersucht, wie stark sich diese Tiere von solchen Versuchstieren unterscheiden, denen alle Stemmata überstrichen wurden. Alle Tiere verpuppten sich auf weißem Untergrund. Als Vergleichstiere dienen Puppen, die sich auf Weiß oder in der Dunkelheit entwickelt haben.

Der schwarze Zaponlack ist für Licht jeglicher Wellenlängen undurchlässig, wenn er stark genug aufgetragen wird. Bei sehr dünner Lackierung wirkt der Lack als Graufilter (Transmissionskurve Abb. 2), d.h. er läßt alle Wellenlängen gleichmäßig schwach durch.

Wie aus Tabelle 4 und Abbildung 11 ersichtlich, waren die lackierten Tiere durchschnittlich stärker melanisiert als die unlackierten Kontrollen auf weißem Untergrund. Diese Befunde zeigen, daß die Tiere auf die Lackierung der ventralen oder dorsalen Stemmata in gleicher Weise reagieren wie auf schwarzen Untergrund von ventral oder dorsal.

Tabelle 4: Die Auswirkung der Lackierung verschiedener Stemmata auf die Melanisierung der Kohlweißlingspuppen. (S = Stemmata, DD = Dauerdunkel).

Versuchsan- ordnung	Anzahl d. über- leben- den Tiere	Verteilung auf die Melanisie- rungsklassen in %					Mittel- wert d. Klassen- zugehörig- keit	Stan- dard- abweichung
		1	2	3	4	5		
S unlackiert weißer Unter- grund	61	3,27	26,23	45,91	21,32	3,27	3,0±0,1	0,9
DD	56		8,93	37,50	41,07	12,50	3,6±0,1	0,8
S 1,2,3 ver- dunkelt weißer Unter- grund	54			9,26	53,70	37,04	4,3±0,1	0,6
S 4,5,6 ver- dunkelt weißer Unter- grund	63		9,52	44,44	38,10	7,94	3,5±0,1	0,8
S 1-6 ver- dunkelt weißer Unter- grund	84		2,88	22,62	44,05	30,95	4,0±0,1	0,8

Die dunkelsten Tiere entstehen, wenn die ventralen Stemmata überstrichen werden, dagegen sind Tiere, deren dorsale Augen überstrichen werden, um nahezu eine Melanisierungsklasse heller. Beide Versuchsgruppen sind im t-Test signifikant unterschieden.

Die Befunde zeigen, daß nicht die von den Augen rezipierte Gesamthelligkeit für die Melanisierung ausschlaggebend ist, sondern daß der Melanisierungsgrad davon abhängt, welche Stemmata abgedunkelt werden. So waren auch die Tiere, denen die ventralen Stemmata lackiert wurden, dunkler als diejenigen, bei denen alle Stemmata überstrichen wurden. Noch stärker melanisierungsfördernd wirkte sich die Blendung der drei ventral liegenden Augen gegenüber der Dauerdunkelwirkung aus.

Das wichtigste Ergebnis dieser Versuche ist also, daß die stärkste melanisierungsfördernde Wirkung auf einem Kontrast zwischen dorsal hell und ventral dunkel beruht. Die von den Raupen rezipierte Gesamthelligkeit hat keine entscheidende Bedeutung.

5. Die Stärke der Melanisierung in Abhängigkeit von der Anzahl der abgedunkelten ventralen Stemmata

Um festzustellen, wieviel Stemmata abgedunkelt werden müssen, darit eine Kontrastwirkung auftritt, wurden den Tieren von fünf Versuchsgruppen eine zunehmende Anzahl von Stemmata überstrichen. Diese Versuche sollten auch darüber Auskunft geben, ob und wie stark der Melanisierungsgrad mit der Anzahl der lackierten Stemmata zunimmt und wann er ein Maximum erreicht.

Folgende Augen wurden also überstrichen:

Gruppe 1 : Sternum 1

Gruppe 2 : Sternum 1 u. 2

Gruppe 3 : Stemmata 1 - 3

Gruppe 4 : Stemmata 1 - 4

Gruppe 5 : Stemmata 1 - 6

Je fünf dieser Versuchstiere verpuppten sich in Petrischalen, die mit weißem Filterpapier ausgelegt waren. Die unter diesen Versuchsbedingungen entstandenen Puppen wurden mit Tieren verglichen, die sich auf weißem Untergrund verpuppten.

Die Ergebnisse dieser Versuchsserie geben Tabelle 5 und Abbildung 12 wieder. Daraus ist ersichtlich, daß bei Lackierung der Stemmata 1 - 4 die dunkelsten Puppen entstanden, dagegen die Tiere, denen alle Stemmata lackiert wurden, deutlich heller waren. Beide Gruppen unterscheiden sich signifikant.

Andererseits sind die Melanisierungsunterschiede zwischen der Gruppe der Versuchstiere, deren Stemmata 1 - 4 lackiert wurden und den drei anderen Gruppen von Tieren, denen eine geringere Anzahl ventraler Stemmata lackiert wurden, so gering, daß sich ihre Mittelwerte der Melanisierungsklassen nicht signifikant unterscheiden.

Aus den Ergebnissen geht folgendes hervor:

1. Eine Kontrastwirkung ist bereits nach Lackierung des am weitesten ventral gelegenen Stemmas (Stemma 1) wirksam.
2. Die Kontrastwirkung nimmt nicht mit der Anzahl der lackierten Stemmata zu, sondern sie ist bei allen vier Gruppen gleich groß. Die Lackierung des untersten Stemmapaares hat also bereits die maximale Wirkung.
3. Die Melanisierung hängt nicht von der rezipierten Gesamthelligkeit ab, sondern beruht nur auf der Kontrastwirkung.

Tabelle 5: Die Auswirkung der Lackierung einer verschiedenen Anzahl ventraler Stemmata auf die Melanisierung der Kohlweißlingspuppen. (S = Stemmata).

Versuchsanordnung	Anzahl d. überlebenden Tiere	Verteilung auf die Melanisierungsklassen in %					Mittelwert d. Klassenzugehörigkeit	Standardabweichung
		1	2	3	4	5		
S unlackiert weißer Untergrund	61	3,27	26,23	45,91	21,32	3,27	3,0 $\pm$ 0,1	0,9
S <u>1</u> verdunkelt weißer Untergrund	57			7,02	52,63	40,35	4,3 $\pm$ 0,1	0,6
S <u>1 u. 2</u> verdunkelt weißer Untergrund	59			10,17	50,85	38,98	4,3 $\pm$ 0,1	0,6
S <u>1,2,3</u> verdunkelt weißer Untergrund	54			9,25	53,70	37,40	4,3 $\pm$ 0,1	0,6
S <u>1-4</u> verdunkelt weißer Untergrund	64			4,69	43,70	51,56	4,4 $\pm$ 0,1	0,6
S <u>1-6</u> verdunkelt weißer Untergrund	84		2,88	22,62	44,05	30,95	4,0 $\pm$ 0,1	0,8

6. Die Stärke der Melanisierung in Abhängigkeit von der Anzahl der abgedunkelten dorsalen Stemmata

Bei den bisherigen Lackierungsversuchen hatte es sich herausgestellt, daß durch Abdecken der untersten Stemmata - und zwar bereits durch Lackierung von Stemma 1 - stark melanierte Puppen entstehen. Es sollte nun untersucht werden, wie die Tiere reagieren, wenn das unterste Stemma, also Stemma 1, unlackiert bleibt, während eine verschiedene Anzahl dorsaler Stemmata abgedunkelt werden. Diese Frage stellt sich, nachdem PRIEDATSCH (1933) bei *Carausius morosus* fand, daß sich die **Versuchstiere** stets dunkel färbten, wenn nur ein Augenviertel nicht lackiert wurde, gleich welches Viertel frei blieb. So entstanden auch dann dunkle Tiere, wenn ein ventral gelegenes Viertel frei gelassen wurde.

In den folgenden Versuchen wurden **wandernden Raupen eine** von dorsal nach ventral zunehmende Anzahl von Stemmata lackiert. Einer Gruppe von Tieren wurde nur Stemma 6 überstrichen, wobei also die anderen 5 Augen frei blieben, bei einer weiteren Versuchsgruppe die Stemmata 5 und 6 usw. Schließlich wurden einer Anzahl von Versuchstieren alle Stemmata, ausgenommen Stemma 1, lackiert. Bei diesem letzten Versuch blieb also nur 1/6 der Augenzahl frei.

Außerdem sollte untersucht werden, wie stark die **melanisierungsfördernde** Wirkung ist, wenn nicht Stemma 1, sondern ein anderes ventral liegendes Stemma geblendet wird. Hier waren also die ventralen Stemmata nur teilweise abgedunkelt, die dorsalen überhaupt nicht. Alle Versuchstiere verpuppten sich auf weißem Untergrund. Die Ergebnisse sind in Tabelle 6 und Abbildung 13 zusammengefaßt.

Tabelle 6: Die Auswirkung der Lackierung einer zunehmenden Anzahl dorsaler Stemmata auf die Melanisierung der Kohlweißlingspuppen. (S = Stemmata).

Versuchsanordnung	Anzahl d. überlebenden Tiere	Verteilung auf die Melanisierungsklassen in %					Mittelwert d. Klassenzugehörigkeit	Standardabweichung
		1	2	3	4	5		
S unlackiert	61	3,27	26,23	45,91	21,32	3,27	3,0 $\pm$ 0,1	0,9
S 6 verdunkelt	55		23,64	50,91	23,64	1,81	3,0 $\pm$ 0,1	0,7
S 5 u. 6 verdunkelt	62			46,77	50,00	3,23	3,6 $\pm$ 0,1	0,6
S 4-6 verdunkelt	63		9,52	44,44	38,10	7,94	3,5 $\pm$ 0,1	0,8
S 3-6 verdunkelt	59		6,77	45,76	38,99	8,48	3,5 $\pm$ 0,1	0,8
S 2-6 verdunkelt	54		7,40	42,59	38,89	11,12	3,5 $\pm$ 0,1	0,8
S 2 verdunkelt	56			60,71	37,50	1,79	3,4 $\pm$ 0,1	0,5

Aus den Ergebnissen ist zu ersehen, daß sich die Abdunkelung von Stermma 6 allein nicht melanisierungsfördernd auswirkt. Ein melanisierungsfördernder Einfluß wird erst bei der Lackierung wenigstens zweier dorsaler Stermmata bemerkbar. Die Gruppe der Tiere, denen nur Stermma 6 lackiert wurde, sind signifikant schwächer **melanisiert** als die übrigen Gruppen der lackierten Tiere. Sie unterscheidet sich dagegen nicht von den unlackierten Kontrollen.

Die Lackierung weiterer dorsaler Stermmata hat nur eine schwache melanisierungsfördernde Wirkung. Diese Versuchsgruppen unterscheiden sich zwar signifikant von den unlackierten Kontrollen, sie unterscheiden sich aber nicht untereinander. Der Melanisierungsgrad nimmt also mit der Lackierung einer zunehmenden Zahl dorsaler Stermmata nicht weiter zu.

Aus diesen Ergebnissen geht hervor, daß durch die Lackierung einer größeren Anzahl dorsal **gelegener** Stermmata nicht dieselbe starke melanisierungsfördernde Wirkung erzielt werden kann wie durch Lackierung des am weitesten ventral gelegenen Stermmas. Alle die in Tabelle 7 und Abbildung 13 aufgeführten Versuchsgruppen unterscheiden sich signifikant von der Gruppe der Tiere, denen Stermma 1 überstrichen wurde.

Die Versuchsergebnisse zeigen weiterhin, daß auch dann die melanisierungsfördernde Wirkung gering ist, wenn statt Stermma 1 ein anderes ventral liegendes Stermma lackiert wird. Die Tiere, denen Stermma 2 lackiert wurde, waren signifikant heller als die Gruppe der Tiere, denen Stermma 1 lackiert wurde.

Weitere Versuche sollten zeigen, wie Stermma 1 am Zustandekommen der Kontrastwirkung beteiligt ist. Tabelle 7 und Abbildung 14 zeigen Bedingungen und Ergebnisse dieser Versuche. Einige dieser Versuchsgruppen wurden bereits an

früherer Stelle besprochen. Sie sind hier noch einmal zum Vergleich aufgeführt. Alle in dieser Tabelle miteinander verglichenen Versuchsgruppen sind im t-Test signifikant unterschieden.

Die Ergebnisse zeigen, daß die Tiere, bei denen neben anderen Stemmata auch Stermma 1 lackiert wurde, am stärksten melaniert waren. Wurde Stermma 1 nicht überdeckt, entstanden bei allen Versuchen hellere Puppen mit einem Mittelwert der Melanisierungsklassen von durchschnittlich 3,5.

Die Ergebnisse verdeutlichen, daß dann die größte Kontrastwirkung auftritt, wenn Stermma 1 abgedunkelt wird und weiter dorsal gelegene Stemmata Licht **rezipieren**. Dieses zum Wirken eines Kontrastes notwendige Licht muß nicht von den am weitesten dorsal gelegenen Stemmata rezipiert werden, sondern es kann auch, wie Tabelle 7 zeigt, von den Stemmata 2, 3 und 4 wahrgenommen werden.

Ein wichtiges Ergebnis aller bisher durchgeführten Lackierungsversuche ist also, daß nicht die ventralen drei oder vier Stemmata die "ventrale Augenhälfte" und die übrigen Stemmata die "dorsale Augenhälfte" darstellen. Aus den Versuchen geht vielmehr hervor, daß - hinsichtlich der Wahrnehmung des die Pigmentierung steuernden Lichtes - allein Stermma 1 mit der ventralen Augenhälfte anderer Tiere, die eine Farbanpassung zeigen, verglichen werden kann.

Tabelle 7: Die Melanisierung der Kohlweißlingspuppen nach Lackierung verschiedener Stemmata, jeweils mit und ohne Stemma 1. (S = Stemmata).

Versuchsanordnung	Anzahl d. überlebenden Tiere	Verteilung auf die Melanisierungsklassen in %					Mittelwert d. Klassenzugehörigkeit	Standardabweichung
		1	2	3	4	5		
S <u>2</u> verdunkelt	56			60,71	37,50	1,79	3,4 $\pm$ 0,1	0,5
S <u>1,2</u> verdunkelt	59			10,17	50,85	38,98	4,3 $\pm$ 0,1	0,6
S <u>5,6</u> verdunkelt	62			46,77	50,00	3,23	3,6 $\pm$ 0,1	0,6
S <u>1,5,6</u> verdunkelt	51			9,80	54,90	35,30	4,3 $\pm$ 0,1	0,6
S <u>2,3,4</u> verdunkelt	53		5,66	50,95	33,96	9,43	3,5 $\pm$ 0,1	0,7
S <u>1,2,3,4</u> verdunkelt	64			4,69	43,75	51,56	4,4 $\pm$ 0,1	0,6
S <u>2-6</u> verdunkelt	54		7,40	42,59	38,89	11,12	3,5 $\pm$ 0,1	0,8
S <u>1-6</u> verdunkelt	84		2,38	22,62	44,05	30,95	4,0 $\pm$ 0,1	0,8

7. Die Wirkung melanisierungsfördernder Reize über die
Stemmata nur einer Kopfseite

In den bisherigen Versuchsserien rezipierten die Stemmata beider Kopfseiten die gleichen Lichtverhältnisse. Durch Lackierungsversuche wird nun geprüft, wie sich die Tiere melanisieren, wenn die melanisierungssteuernden Einflüsse die Augen einer Seite allein treffen. Dabei muß sich herausstellen, ob sich die Stemmata beider Kopfseiten gegenseitig vertreten können, ob sich ihre Wirkungen addieren oder ob die gleiche Lichtwahrnehmung über die Stemmata beider Seiten erfolgen muß, damit überhaupt eine Wirkung auftritt.

In einem ersten Versuch wurde Stemma 1 und in einem weiteren wurden die Stemmata 1 - 6 einer Kopfseite lackiert. Als Kontrollen dienten Tiere, denen diese Stemmata auf beiden Seiten zulackiert wurden, außerdem unlackierte Versuchstiere. Alle Puppen entstanden auf weißem Filterpapier.

Tabelle 8 und Abbildung 15 zeigen, daß die Tiere mit einseitig lackierten Stemmata zwar dunkler als die unlackierten Kontrolltiere wurden, daß aber eine einseitige Lackierung nicht ausreichte, dieselbe Wirkung wie eine beidseitige Lackierung zu erzielen. Nur wenn die Stemmata auf beiden Seiten verdunkelt wurden, war die melanisierungsfördernde Wirkung am größten. Die in der Tabelle 8 miteinander verglichenen Versuchsgruppen unterscheiden sich signifikant.

Tabelle 8: Die Melanisierung von Kohlweißlingspuppen nach einseitiger Lackierung der Stermata. (S = Stermata).

Versuchsan- ordnung	Anzahl d.über- leben- den Tiere	Verteilung auf die Melanisie- rungsklassen in %					Mittel- wert d. Klassen- zugehörig- keit	Stan- dard- abwei- chung
		1	2	3	4	5		
S alle unlackiert	61	3,27	26,23	45,91	21,32	3,27	3,0 $\pm$ 0,1	0,8
S 1 ver- dunkelt einseitig	56		1,78	37,50	58,93	1,79	3,6 $\pm$ 0,1	0,6
S 1 ver- dunkelt beidseitig	57			7,02	52,63	40,35	4,3 $\pm$ 0,1	0,6
S 1-6 ver- dunkelt einseitig	53		13,21	39,62	39,62	7,55	3,4 $\pm$ 0,1	0,8
S 1-6 ver- dunkelt beidseitig	84		2,38	22,62	44,05	30,95	4,0 $\pm$ 0,1	0,8

8. Die Wirkung des Helligkeitskontrastes über die Rumpfe- epidermis auf die Melanisierung

Bei einem Vergleich der auf schwarzem Untergrund entstandenen Puppen mit solchen, die sich nach Lackierung der ventralen oder dorsalen Stemmata auf weißem Untergrund entwickelt hatten, fällt auf, daß auf schwarzem Untergrund die dunkelsten Puppen entstehen. Bei beiden Gruppen war Sterma 1 abgedunkelt, während sich der Rumpf bei den einen Tieren auf schwarzem, bei den anderen aber auf weißem Untergrund verpuppte. Es entsteht so der Eindruck, daß der stärkere Melanisierungsgrad der auf schwarzem Untergrund entstandenen unlackierten Tiere über den Rumpf hervorgerufen wurde. Es sollte deshalb untersucht werden, ob tatsächlich über die Rumpfepidermis ein Helligkeitskontrast wirksam sein kann und, wenn das so ist, wie sich die Lichtrichtung über die Rumpfepidermis auf die Pigmentierung der Versuchstiere auswirkt.

Zur Klärung dieser Fragen wurden einer größeren Zahl von Versuchstieren alle 6 Stemmata lackiert. Ein Teil der Tiere verpuppte sich mit der Ventralseite, ein anderer Teil mit der Dorsalseite zum schwarzen Untergrund. Das weiße Licht fiel also bei den einen Tieren von dorsal, bei den anderen von ventral auf die Rumpfepidermis. Außerdem wurden folgende Versuchsgruppen miteinander verglichen:

- a) Ventrale Stemmata abgedunkelt, Rumpfepidermis allseitig belichtet.
Ventrale Stemmata abgedunkelt, ventraler Teil der Rumpfe-
pidermis abgedunkelt.
- b) Dorsale Stemmata abgedunkelt, Rumpfepidermis allseitig belichtet.
Dorsale Stemmata abgedunkelt, dorsaler Teil der Rumpfe-
pidermis abgedunkelt.

Einige dieser Versuchsgruppen wurden in einem anderen Zusammenhang bereits an früherer Stelle aufgeführt.

Tabelle 9: Die Melanisierung der Kohlweißlingspuppen nach Lichteinwirkung auf die Rumpfepidermis von dorsal oder ventral. (verd.= verdunkelt, schwarz.U. = schwarzer Untergrund, S = Stemmata, DD = Dauerdunkel).

Versuchs-anordnung	Anzahl d.Über-leben-den Tiere	Verteilung auf die Melanisierungs-klassen in %					Mittelwert d. Klassen-zugehörig-keit	Stan-dard-abwei-chung
		1	2	3	4	5		
Dunkeltiere	56		8,93	37,50	41,07	12,50	3,6±0,1	0,8
S 1-6 verd. schwarz.U. von ventral	45		11,11	33,33	37,78	17,78	3,6±0,1	0,9
S 1-6 verd. schwarz.U. von dorsal	54		7,41	48,15	40,74	3,70	3,4±0,1	0,7
S 1-6 verd. weißer U.	84		2,38	22,62	44,05	30,95	4,0±0,1	0,8
Tiere unlack. schwarz.U. von ventral	64				26,56	73,44	4,7±0,05	0,4
S 1-3 verd. weißer U.	54			9,26	53,70	37,04	4,3±0,1	0,6
Tiere unlack. schwarz.U. von dorsal	57			7,02	71,93	21,05	4,1±0,1	0,5
S 4-6 verd. weißer U.	63		9,52	44,44	38,10	7,94	3,5±0,1	0,8

Tabelle 9 und Abbildung 16 verdeutlichen, daß die auf schwarzem Untergrund verpuppten unlackierten Tiere stärker melanisiert waren als die auf weißem Untergrund entstandenen Tiere, deren dorsale bzw. ventrale Sternmata abgedunkelt wurden. Beide Gruppen sind signifikant unterschieden.

Überraschenderweise war das Ergebnis umgekehrt, wenn alle 6 Sternmata lackiert wurden. In diesem Fall entstanden nämlich auf weißem Untergrund signifikant stärker melanisierte Puppen als auf schwarzem Untergrund. Diese auf schwarzem Untergrund verpuppten Tiere waren ebenso melanisiert wie Dunkeltiere. Dabei unterschieden sich die Tiere, die mit der Ventralseite auf schwarzem Untergrund saßen und von dorsal einwirkendes Licht rezipierten, nicht signifikant von denen, die von ventral einwirkendes Licht rezipierten und sich mit der Dorsalseite zur schwarzen Fläche verpuppt hatten.

Alle diese Ergebnisse sprechen dafür, daß sich eine Abdunkelung des Rumpfes bzw. von Teilen des Rumpfes auf den Melanisierungsgrad der Puppen auswirkt: Werden nicht alle Augen abgedunkelt, dann hat die teilweise Abdunkelung der Rumpfepidermis eine Kontrastwirkung, d.h. eine melanisierungsfördernde Wirkung.

Werden dagegen alle Augen überstrichen, dann hat die teilweise Abdunkelung der Rumpfepidermis keine Kontrastwirkung, sondern eine Dunkelwirkung. Die teilweise Abdunkelung wirkt sich hier gegenüber einer allseitigen Belichtung melanisierungshemmend aus.

Aus den Ergebnissen geht auch hervor, daß die Lichtrichtung über die Rumpfepidermis keinen Einfluß auf die Melanisierung der Tiere hat.

9. Die Wirkung des über die Augen rezipierten langwelligen Lichtes auf die Melanisierung

In ihren Versuchen zur photoperiodischen Diapause-Induktion

stellten BÜNNING u. JOERRENS (1960) fest, daß bei Raupen von *Pieris brassicae* Wellenlängen über 550 nm nicht mehr wirksam sind. Auch zeigten die Raupen bei Wellenlängen über 550 nm keine Phototaxis mehr.

Auf Grund dieser Befunde stellt sich die Frage, ob Wellenlängen über 550 nm über die Augen noch melanisierungshemmend wirken, oder ob dieses Licht nur noch über die Rumpfepidermis wirkt. Die Stemmata der Tiere wurden daher mit orangefarbenem Lack (durchlässig für alle Wellenlängen über 560 nm) oder rotem Lack (durchlässig für alle Wellenlängen über 575 nm) überstrichen. Die Transmissionskurven beider Lacke sind in Abb. 1 u. 2 wiedergegeben.

Die Wirkung des langwelligen Lichtes über die Augen der Versuchstiere wurde nun geprüft, indem die Stemmata 1 - 3 oder 1 - 6 mit orangefarbenem Lack und in einem weiteren Versuch die Stemmata 1 - 6 mit rotem Lack überstrichen wurden. Beide Lacke haben die Wirkung von Filtern und lassen, wie schon erwähnt, nur Wellenlängen über 560 bzw. 575 nm durch. Rezipiert der Augenlichtsinn oberhalb dieser Wellenlängenbereiche nicht mehr, so werden die mit diesen Lacken überstrichenen Stemmata abgedunkelt, und die Tiere müßten dann ebenso melanisiert sein wie solche Tiere, denen diese Stemmata mit schwarzem Zaponlack verdunkelt werden. Solche schwarz lackierten Tiere wurden deshalb auch als Vergleichstiere herangezogen. Eine weitere Gruppe unlackierter Tiere verpuppte sich in Schalen, die mit orangefarbenem Lack ausgegossen waren.

Neben diesen Versuchen sollte ein weiterer Nachweis für die Rezeption langwelligen Lichtes über die Augen geführt werden. In Glasschalen, die mit rotem Lack ausgestrichen waren, verpuppten sich neben unlackierten Versuchstieren außerdem auch Tiere, deren ventral liegende Stemmata mit schwarzem Lack überstrichen wurden. Während des Versuchs waren die

Schalen vertikal zwischen zwei Leuchtstoffröhren **befestigt**. Das durch den Schalenboden korrende Licht fiel als rotes Licht ($\lambda \geq 575$ nm) von ventral auf die Versuchstiere. Von dorsal wurde stets weißes Licht auf die Tiere gestrahlt. Unter diesen Versuchsbedingungen waren sowohl die ventralen Sternmata als auch der ventral liegende Teil der Rumpfepidermis langwelligem Licht ausgesetzt.

Wenn die Sternmata in diesem Wellenlängenbereich nicht mehr rezipieren, dann dürfte zwischen unlackierten Tieren und solchen Tieren, denen die ventralen Sternmata abgedunkelt wurden, kein Unterschied in der Melanisierung auftreten.

Es stellte sich heraus, daß die Tiere beider Versuchsgruppen nicht gleich stark melanisiert waren (Tab. 10). Die unlackierten Tiere, die sowohl mit den ventralen Sternmata als auch mit dem Hautlichtsinn rotes Licht rezipierten, waren durchschnittlich um mehr als eine Melanisierungsklasse **heller** als die Versuchstiere, deren ventrale Sternmata mit schwarzem Lack überstrichen waren. Beide Gruppen sind signifikant unterschieden. Während die unlackierten Tiere weißlich-grün aussahen, waren die mit Schwarz lackierten Versuchstiere dunkelgrün bis blaugrün. Neben den größeren Melaninflecken waren bei ihnen eine hohe Anzahl kleiner Flecke in die Cuticula eingelagert. Diese Puppen hatten daher ein dunkleres Aussehen als die unlackierten Versuchstiere derselben Melanisierungsklassen. Andererseits waren diese lackierten Tiere, deren Rumpf sich auf rotem Untergrund verpuppt hatte, schwächer melanisiert als Versuchstiere, denen zwar die gleichen Sternmata lackiert worden waren, die sich aber auf weißem Untergrund verpuppt hatten. Wie andere Ergebnisse (Tab. 9), sprechen auch diese Befunde für das Vorhandensein eines Hautlichtsinnes, über den die Melanisierung der Puppen gesteuert werden kann.

Ebenso spricht folgendes Ergebnis für die Existenz eines Hautlichtsinnes: die hellsten Tiere entstanden, wenn sowohl die Sternmata als auch die Rumpfepidermis orangefarbenem Licht ausgesetzt waren. Diese Tiere waren signifikant schwächer melanisiert als andere Versuchstiere, die nur über die Augen orangefarbenes Licht rezipierten.

Tabelle 10: Die Melanisierung der Kohlweißlingspuppen nach Einwirkung von Licht der Wellenlängen oberhalb von 560 nm bzw. oberhalb von 575 nm nur über die Stemmata sowie über Stemmata und Rumpfepidermis zugleich.
(U. = Untergrund, verd. = verdunkelt, S = Stemmata).

Versuchs- an- ordnung	Anzahl d. über- leben- den Tiere	Verteilung auf die Melanisie- rungsklassen in %					Mittel- wert d. Klassen- zugehörig- keit	Stan- dard- abwei- chung
		1	2	3	4	5		
S unlackiert orange U.	51	21,57	76,47	1,96			1,8 $\pm$ 0,05	0,4
S 1-3 orange weißer U.	55	3,64	60,00	36,36			2,3 $\pm$ 0,1	0,5
S 1-3 verd. weißer U.	54			9,26	53,70	37,04	4,3 $\pm$ 0,1	0,6
S 1-6 orange weißer U.	51	1,96	64,71	33,33			2,3 $\pm$ 0,1	0,5
S 1-6 verd. weißer U.	84		2,38	22,62	44,05	30,95	4,0 $\pm$ 0,1	0,8
S 1-6 rot weißer U.	108	5,56	44,44	33,33	12,04	4,63	2,7 $\pm$ 0,1	0,9
S 1-6 verd. weißer U.	84		2,38	22,62	44,04	30,95	4,0 $\pm$ 0,1	0,8
S unlackiert roter U.	45	4,44	80,00	15,56			2,1 $\pm$ 0,05	0,4
S 1-3 verd. roter U.	67		32,84	23,88	32,84	10,44	3,2 $\pm$ 0,1	1,0
S unlackiert weißer U.	61	3,27	26,23	45,91	21,32	3,27	3,0 $\pm$ 0,1	0,8

Die in Tabelle 10 zusammengefaßten Ergebnisse machen deutlich, daß eine Lackierung mit orangefarbenem und rotem Lack nicht dieselbe Wirkung hat wie eine Blendung mit schwarzem Lack. Die Tiere, deren Stermmata mit Farblack überstrichen worden waren, wurden nicht nur heller als die mit Schwarz lackierten Tiere, sondern sie waren auch deutlich heller als die unlackierten Kontrollen. Das langwellige Licht löste in allen Fällen über die Stermmata eine melanisierungshemmende Wirkung aus. Bemerkenswert erscheint, daß diese melanisierungshemmende Wirkung schon dann sehr stark hervortrat, wenn nur die 3 ventral liegenden Stermmata Licht über 560 nm rezipierten. Diese Tiere waren ebenso hell wie diejenigen, die das Licht dieser Wellenlängen mit allen 6 Stermmata wahrnahmen. Alle in Tabelle 10 miteinander verglichenen Gruppen unterscheiden sich signifikant.

Aus diesen Befunden geht deutlich hervor, daß Licht über 560 nm bzw. über 575 nm von den Stermmata wahrgenommen wird und auch über die Stermmata eine melanisierungshemmende Wirkung ausübt.

10. Die Beteiligung der Stermmata an der Rezeption kurz- und langwelligen Lichtes aus verschiedenen Richtungen

In früheren Versuchen wurde nachgewiesen, daß ein Schwarz-Weiß-Kontrast die größte Wirkung hat, wenn der Reiz Schwarz von den ventralen Stermmata oder nur von Stermma 1 wahrgenommen wird und der Reiz Weiß von weiter dorsal liegenden Augen rezipiert wird. Dunkelheit und Helligkeit mußten also aus bestimmten Richtungen wirken. Aus diesem Grunde ist es naheliegend zu überprüfen, ob auch die Richtung von melanisierungsförderndem bzw. melanisierungshemmendem Licht für die Puppenfärbung eine Bedeutung hat. Die methodische Fragestellung lautet daher: Sind die Tiere unterschiedlich melanisiert, wenn statt der ventralen die dorsalen Stermmata melanisierungshemmendes bzw. melanisierungsförderndes Licht

rezipieren. Diese Problemstellung impliziert die Frage nach der Bedeutung der einzelnen Stemmata für die Wahrnehmung des melanisierungsbestimmenden Lichtes.

Besonders aufschlußreich müßten solche Versuchsbedingungen sein, bei denen über die ventralen Stemmata überwiegend kurzwelliges, also melanisierungsförderndes, und gleichzeitig über die dorsalen Stemmata langwelliges, d.h. melanisierungshemmendes Licht (und umgekehrt) einwirkt. Als Filter für kurzwelliges Licht diente blauer Lack (durchlässig für Wellenlängen bis 570 nm und ab 700 nm), als Filter für langwelliges Licht eignete sich am besten der orangefarbene Lack (durchlässig für Wellenlängen ab 560 nm).

Zur Untersuchung der Wirkung: melanisierungsförderndes Licht
von ventral,
melanisierungshemmendes Licht
von dorsal

wurden Stemma 1 und die Stemmata 1 - 3 mit blauem Lack und die übrigen Stemmata mit orangefarbenem Lack überstrichen.

Dagegen wurden zur Untersuchung der Wirkung: melanisierungshemmendes Licht von ventral,
melanisierungsförderndes Licht
von dorsal

Stemma 1 und die Stemmata 1 - 3 orange und die übrigen Stemmata blau lackiert.

Die unter diesen Bedingungen entstandenen Puppen wurden mit Tieren verglichen, denen alle Stemmata entweder blau oder orange lackiert wurden. Außerdem dienten auf Weiß entstandene Puppen als Kontrollen. Alle Versuchstiere verpuppten sich auf weißem Untergrund.

Tabelle 11: Die Melanisierung der Kohlweißlingspuppen nach Einwirkung langwelligen Lichtes über die dorsalen Stermata und kurzwelligen Lichtes über die ventralen Stermata sowie umgekehrt. (S = Stermata).

Versuchs- an- ordnung	Anzahl d. Über- leben- den Tiere	Verteilung auf die Melanisie- rungsklassen in %					Mittel- wert d. Klassen- zugehörig- keit	Stan- dard- abwei- chung
		1	2	3	4	5		
S unlackiert	61	3,27	26,23	45,91	21,32	3,27	3,0±0,1	0,8
S <u>1-6</u> orange	51	1,96	64,71	33,33			2,3±0,1	0,5
S <u>1-6</u> blau	52			11,54	80,77	7,69	3,9±0,1	0,4
S <u>1-3</u> blau S <u>4-6</u> orange	52		1,92	34,62	61,54	1,92	3,6±0,1	0,5
S <u>1</u> blau S <u>2-6</u> orange	66		1,52	34,85	54,55	9,08	3,7±0,1	0,6
S <u>1-3</u> orange S <u>4-6</u> blau	59	3,39	50,85	39,98	6,79		2,5±0,1	0,6
S <u>1</u> orange S <u>2-6</u> blau	62		27,42	59,06	14,52		2,9±0,1	0,6

Die Ergebnisse sind in Tabelle 11 und Abbildung 17 zusammengestellt. Sie zeigen, daß stark melanisierte Tiere entstehen, wenn alle Stemmata blaues Licht rezipieren und daß schwach melanisierte Tiere entstehen, wenn alle Stemmata orangefarbenes Licht rezipieren. Beide Gruppen unterscheiden sich im t-Test signifikant. Die unlackierten Kontrolltiere sind im Vergleich zu beiden Versuchsgruppen mittelstark melanisiert.

Werden die ventral gelegenen Augen mit orangefarbenem, die dorsal gelegenen Augen mit blauem Lack überstrichen, dann entstehen schwach melanisierte Puppen. Werden **umgekehrt** die ventralen Augen blau, die dorsalen orange überstrichen, dann entstehen stark melanisierte Tiere.

Aus diesen Ergebnissen geht hervor:

1. Die Pigmentierung der Tiere hängt davon ab, welche Wellenlängen von den Stemmata rezipiert werden.
2. Die Pigmentierung wird überwiegend von dem Licht beeinflusst, das die ventralen Stemmata rezipieren, das also von ventral einwirkt.
3. Das von den dorsalen Stemmata rezipierte, entgegengesetzt wirkende Licht beeinflusst die Pigmentierung nur sehr wenig.

Daß für die Rezeption des melanisierungssteuernden Lichtes vor allem die Lage der Stemmata und erst in zweiter Linie ihre Anzahl von Bedeutung ist, zeigen folgende Ergebnisse:

Die Tiere, denen eine verschiedene Anzahl ventraler Augen blau überstrichen wurde, unterschieden sich untereinander kaum. Die blaue Lackierung des untersten Stemmas hatte die gleiche melanisierungsfördernde Wirkung wie die Lackierung aller Stemmata. Bei diesen Tieren hatte die orangefarbene Lackierung der übrigen Stemmata keinen melanisierungshemmenden Einfluß. Dagegen hatte die **orangefarbene** Lackierung

von Sterna 1 eine signifikant schwächere melanisierungs-hemmende Wirkung als die **orangefarbene** Lackierung aller 6 Sternmata. Dafür kann es zwei Gründe geben: Die zunehmende Melanisierung kann dadurch bedingt sein, daß die Tiere zu wenig langwelliges Licht, oder zu viel kurzwelliges Licht wahrnahmen. Zur Klärung dieser Frage wurden folgende Versuche durchgeführt:

Die ventralen Augen wurden mit orangefarbenem Lack überstrichen, die dorsalen Augen wurden **dagegen** entweder blau lackiert oder bleiben frei. Auf diese Weise **müßte** der melanisierungshemmende Einfluß des kurzwelligen Lichtes über die dorsalen Sternmata in Vergleich zu weißem Licht deutlich werden.

In einem weiteren Versuch sollte herausgefunden werden, ob auch dann ein Kontrast wirkt, wenn die dorsalen Sternmata nicht weißes Licht, sondern langwelliges, melanisierungshemmendes Licht wahrnehmen. Sterna 1 wurde mit schwarzem Zaponlack abgedunkelt, während die Sternmata 2 - 6 orange lackiert wurden. Die Puppen dieses Versuches wurden mit Tieren verglichen, deren Sterna 1 schwarz lackiert wurde und deren übrige Sternmata unlackiert blieben. Alle Versuchstiere verpuppten sich auf weißem Untergrund.

Die Versuchsergebnisse waren - unabhängig davon, ob die dorsalen Sternmata lackiert wurden oder frei blieben - stets die gleichen (Tab. 12 u. Abb. 18). Blaues Licht hatte gegenüber weißem Licht keine melanisierungsfördernde Wirkung. Damit sind folgende Befunde zu diskutieren: Die hellsten Puppen entstanden, wenn alle 6 Sternmata oder nur die Sternmata 1 - 3 langwelliges Licht rezipierten. Die Tiere wurden dunkler, wenn nur das unterste Sterna orange lackiert wurde, ohne daß sich jedoch über die anderen Sternmata kurzwelliges Licht gegenüber Weißlicht als besonders melanisierungsfördernd bemerkbar machte.

Tabelle 12: Die Melanisierung der Kohlweißlingspuppen nach Einwirkung von langwelligem Licht über die ventralen und kurzwelligem oder weißem Licht über die dorsalen Stemmata. (S = Stemmata).

Versuchs- an- ordnung	Anzahl d. über- leben- den Tiere	Verteilung auf die Melanisie- rungsklassen in %					Mittel- wert d. Klassen- zugehörig- keit	Stan- dard- abwei- chung
		1	2	3	4	5		
S $\frac{1-3}{4-6}$ orange blau	59	3,39	50,85	38,98	6,78		2,5 $\pm$ 0,1	0,6
S $\frac{1-3}{4-6}$ orange unlack.	55	3,64	60,00	36,36			2,3 $\pm$ 0,1	0,5
S $\frac{1}{2-6}$ orange blau	62		27,42	58,06	14,52		2,9 $\pm$ 0,1	0,6
S $\frac{1}{2-6}$ orange unlack.	58		29,31	50,00	20,69		2,9 $\pm$ 0,1	0,7
S $\frac{1}{2-6}$ verd. orange	55			3,64	40,00	56,36	4,5 $\pm$ 0,1	0,5
S $\frac{1}{2-6}$ verd. unlack.	57			7,02	52,63	40,35	4,3 $\pm$ 0,1	0,6

Daß langwelliges Licht über die Stermata 2 - 6 nicht melanisierungsherrrend wirkte, wenn Sterma 1 schwarz lackiert wurde zeigten die Versuche der letzten Spalte in der Tabelle 12. Die Verdunkelung von Sterma 1 mit schwarzem Zaponlack bewirkte in weißer Umgebung eine starke Melanisierung der Puppen, wenn die Stermata 2 - 6 Weißlicht rezipierten. Eine Lackierung der Stermata 2 - 6 mit orangefarbenem Lack konnte diese starke Melanisierung nicht abschwächen. Die Tiere beider Versuchsgruppen waren gleich stark melanisiert, d.h. beide Gruppen unterschieden sich im **t-Test** nicht signifikant.

11. Der Sehbereich des Augenlichtsinnes

Die vorangehend geschilderten Versuche über die Lackierung der Stermata mit farbigem Lack führten zu dem Ergebnis, daß sich Wellenlängen oberhalb von 560 nm über die Augen auf die Pigmentierung auswirken. Es sollte nun untersucht werden, wie weit sich der Wahrnehmungsbereich der Augen über den langwelligen Teil des Spektrums erstreckt. Dazu wurden die Tiere mit Licht der Wellenlängen 555 nm, 577 nm und 661 nm bestrahlt. Die Augen der Raupen wurden mit schwarzem Zaponlack geblendet. Geht die Wirkung dieser Wellenlängen nicht mehr über die Augen, sondern nur noch über den Hautlichtsinn, dann dürfte gegenüber den unlackierten Tieren, die sich bei diesen Wellenlängen verpuppen, kein Unterschied in der Pigmentierung feststellbar sein. In Tabelle 13 sind beide Gruppen, unlackierte und lackierte Tiere, aufgeführt.

Es stellte sich heraus, daß die lackierten Tiere bedeutend stärker melanisiert waren als die unlackierten Versuchstiere. Beide Gruppen unterschieden sich um mehr als 1,5 Melanisierungsklassen voneinander. Dieses Ergebnis beweist, daß die Augen an der Rezeption des Lichtes der Wellenlängen bis 661 nm beteiligt sind.

Die Leistung der Augen im Bereich bis 740 nm wurde nicht überprüft, da oberhalb von 661 nm bereits bei den unlackierten Versuchstieren ein starker Abfall der Lichtwirkung und ein Ansteigen der Dunkelwirkung feststellbar war. Es ist aber wahrscheinlich, daß die Augen im gesamten Bereich des wirksamen Spektrums rezipieren. Hingegen bleibt weiterhin unbekannt, in welchem Abschnitt des Spektrums das Licht über den Hautlichtsinn wirkt.

Tabelle 13: Die Melanisierung unlackierter und lackierter Versuchstiere nach Einwirkung von langwelligem Licht. (verd. = verdunkelt, S = Stemmata).

Versuchs- anordnung	Anzahl d. über- lebenden Tiere	Verteilung auf die Melanisie- rungsklassen in %								Mittel- wert d. Klassen- zugehörig- keit	Stan- dard- abweichung
		1,0	1,5	2,0	2,5	3,0	3,5	4,0	4,5	5,0	
$\lambda = 555$ nr S 1-6 verd.	52				26,92	13,46	19,23	15,39	21,15	3,85	0,8
$\lambda = 555$ nr S unlackiert	93	3,23	70,97	19,35	6,45					2,1+0,03	0,3
$\lambda = 577$ nr S 1-6 verd.	52				13,46	19,23	13,46	23,08	13,46	17,31	0,8
$\lambda = 577$ nr S unlackiert	112	7,14	13,39	70,54	8,93					1,9+0,03	0,3
$\lambda = 661$ nr S 1-6 verd.	54				11,11	22,22	18,52	20,37	18,52	9,26	0,8
$\lambda = 661$ nr S unlackiert	102	2,94	84,31	9,81	2,94					2,1+0,02	0,2

D. Diskussion der Ergebnisse

=====

1. Die Wirkung des schwarzen Untergrundes auf die Melanisierung

Die Auffassungen über die Wirkungsweise des schwarzen Untergrundes auf die Pieris-Raupen sind in der älteren Literatur widersprüchlich. BRECHER (1918) fand heraus, daß ultraviolette Licht die Melanisierung stark fördert, und sie glaubte, daß schwarze Flächen selektiv kurzwellige, insbesondere ultraviolette Strahlen reflektieren. Sie nahm daher an, daß diese von ventral kommenden UV-Strahlen dunkle Tiere entstehen lassen. Auch WIESEN (1962) hielt diese Wirkung des schwarzen Untergrundes für diskutabel. OLTMER (1968) vermutete, ohne jedoch entsprechende Untersuchungen durchgeführt zu haben, daß ein starker Kontrast zwischen dem von dorsal einfallenden und dem von der Unterlage reflektierten Licht eine starke Melanisierung bewirkt.

Bei anderen Tierarten, die eine morphologische oder physiologische Farbanpassung zeigen, ist die Wirkung dunklen Untergrundes eingehender untersucht. So fanden u.a. BAUER (1905) bei *Idotea*, v. FRISCH (1911) bei *Salmo*, HOGGEN u. LANDGREBE (1940) bei *Xenopus*, daß die Melanophorendilatation auf schwarzem Untergrund durch das Wirken eines Helligkeitskontrastes hervorgerufen wird. Auch der morphologische und physiologische Farbwechsel bei *Carausius* auf schwarzem Untergrund beruht auf einer Kontrastwirkung (GIERSBERG, 1928; ATZLER, 1931; PRIEBATSCH, 1933; DUSTMANN, 1964).

Bei *Pieris* liegen die Verhältnisse durch die Beteiligung der Rumpfepidermis an der Lichtrezeption etwas komplizierter. Zunächst konnte nachgewiesen werden, daß die Annahme von BRECHER (1918), die dunkle Puppenfärbung auf schwarzem Untergrund werde durch reflektierte UV-Strahlung verursacht,

nicht zutrifft. Es zeigte sich nämlich, daß die Tiere dann am stärksten melanisiert waren, wenn man nur das unterste Sternum oder auch mehrere ventrale Stermata abdeckte, so daß die Tiere durch diese Augen keinerlei Licht, auch keine ultravioletten Strahlen, mehr wahrnehmen konnten. Selbst wenn schwarzer Zaponlack dünn und lichtdurchlässig aufgetragen wird, läßt er nicht verhältnismäßig mehr kurzwelliges als langwelliges Licht durch, sondern er hat, wie die Transmissionskurve auf Abb. 2 zeigt, die Wirkung eines Graufilters. Da sich die Tiere auf weißem Untergrund verpuppten, kann auf keinen Fall eine reine, nur von ventral wirkende UV-Strahlung die Ursache der starken Melanisierung auf schwarzem Untergrund sein. Auch die Vermutung von OLTHER, daß die starke Melanisierung durch einen Intensitätsunterschied zwischen dorsal und ventral einwirkendem Licht hervorgerufen wird, kann in dieser Form nicht ganz zutreffen. Es stellte sich nämlich heraus, daß auch bei Lackierung aller Stermata auf weißem Untergrund stärker melanisierte Puppen entstanden als im Dauerdunkel, obwohl über die ventralen und dorsalen Stermata gleich wenig und über die dorsalen und ventralen Abschnitte der Rumpfepidermis nahezu gleich viel Licht rezipiert wurde.

Da in absoluter Dunkelheit nicht dunkle, sondern nur mittelstark melanisierte Puppen entstehen, Lerucht zweifellos auch bei *Pieris brassicae* die Wirkung schwarzer Flächen in weißer Umgebung auf den Kontrast. Aber der Begriff der Kontrastwirkung muß hier entsprechend der Lage und des Baues der optischen Sinnesorgane neu definiert werden. Bei Tieren mit Linsenaugen oder Komplexaugen liegt dann ein Kontrast vor, wenn benachbarte oder auch weiter entfernte Augenstellen verschieden stark gereizt werden. Bei der *Pieris*-Raupe ist der Lichtsinn auf die 6 Fingelaugen jeder Kopfseite und den Hautlichtsinn der Rumpfepidermis verteilt. Nach den vorliegenden Befunden ist dann ein Kontrast wirksam, wenn gleichzeitig an verschiedenen Stellen des Tieres die Lichtsinneszellen unterschiedlich stark gereizt werden. Dabei ist es aber im

Bereich der Augen nicht gleichgültig, zwischen welchen Stellen ein Kontrast besteht. Über die Augen läßt sich nämlich die stärkste Kontrastwirkung erzielen, wenn man die ventralen Stemmata abdunkelt und die dorsalen Stemmata belichtet. Dagegen ist die Kontrastwirkung gering, wenn die ventralen Stemmata Licht rezipieren und die dorsalen Stemmata abgedunkelt sind.

Auch über den Hautlichtsinn läßt sich eine Kontrastwirkung erzielen, wenn man die Rumpfepidermis von einer Seite belichtet und von der anderen abdunkelt. Diese Kontrastwirkung ist immer gleich groß, unabhängig davon, ob die Dorsalseite belichtet und die Ventralseite abgedunkelt wird oder umgekehrt.

Während also die Augen zwischen von dorsal und von ventral einfallendem Licht unterscheiden können, kann es die Rumpfepidermis nicht.

Es ist überraschend, daß auch dann ein Kontrast wirksam ist, wenn alle Augen abgedunkelt werden und die Rumpfepidermis allseitig starkem Weißlicht ausgesetzt ist. Wird die Rumpfepidermis dagegen nur einseitig belichtet und von der anderen Seite abgedunkelt, dann entstehen Tiere die ebenso melaniert sind wie Dunkeltiere. Vermutlich werden in diesem Fall so wenig Lichtsinneszellen gereizt, daß kein Kontrast mehr wirken kann. Diese Versuchsbedingung hätte dann Dunkelwirkung.

2. Der Einfluß des Helligkeitskontrastes bei Einwirkung der Reize aus verschiedenen Richtungen

Nahezu alle Tiere, die eine morphologische oder physiologische Farbanpassung zeigen, werden auf schwarzem Untergrund dunkel. Bei einem Teil dieser Tiere spielt die Richtung des Lichtes bzw. die Richtung, in der sich eine schwarze Fläche

befindet, von der her also kein Licht einfällt, eine entscheidende Rolle. Diese Tiere reagieren nur dann auf schwarzen Untergrund, wenn er sich ventral befindet und wenn gleichzeitig von dorsal Licht einfällt, z.B. Stabheuschrecken (ATZLER, 1931; DUSTHAIN, 1964), Koppen (WILHELM, 1969) und Forellen (v.FRISCH, 1911).

Eine andere Gruppe von Tieren fñhrt sich immer gleich stark dunkel, unabhñngig davon, ob Schwarz von ventral oder von dorsal wirkt, z.B. Seezungen (WILHELM, 1969) und die Meeresassel *Idotea tricuspidata* (BAUER, 1905).

Pieris-Larven reagieren weder genau wie die eine noch genau wie die andere Gruppe, sondern sie nehmen eine Mittelstellung ein. Zwar richten sich die Tiere sowohl nach dem Kontrast Schwarz von ventral, Weiß von dorsal, als auch nach dem Kontrast Weiß von ventral und Schwarz von dorsal, jedoch ist ihre Reaktion auf beide Reizsituationen unterschiedlich stark. Die stärkste Kontrastwirkung hat die Reizkombination Schwarz von ventral und Weiß von dorsal, dagegen hat eine Vertauschung der Reizektoren eine geringere Melanisierung zur Folge.

3. Die Rezeption des Lichtes über die Sternata

FRIEDRICH (1933) fand durch Lachierungsversuche, daß bei *Carassius auratus* eine Kontrastwirkung auftritt, wenn ein Viertel der Auger frei bleibt, auch dann, wenn dieses Viertel im ventralen Teil des Komplexauges liegt. Entsprechende Versuche bei Pieris-Puppen hatten dagegen ein anderes Ergebnis. Zwar hatte die Lachierung der dorsal von Sterna 1 liegenden Sternata 2 - 6 auch eine Kontrastwirkung, jedoch war diese Wirkung nur sehr schwach. Diese Befunde lassen darauf schließen, daß die größtmögliche Kontrastwirkung nur durch Abdunkeln des Sternapaares 1 erzielt wird,

während andere Stemmata Licht rezipieren müssen. Diese licht-rezipierenden Stemmata müssen nicht die am **weitesten** dorsal gelegenen Stemmata 5 und 6, sondern es können auch weiter ventral liegende Stemmata sein.

Die oben beschriebene Kontrastwirkung hat anscheinend den biologischen Sinn, Tiere, die sich in der Nähe oder direkt an einer schwarzen Fläche befinden, optisch anzugleichen. Diese Tarnung gelingt den Pieris-Puppen am besten, wenn sich der schwarze Untergrund **ventral** vom Tier befindet. Auch melanisierungsförderndes oder melanisierungshemmendes Licht hat die größte Wirkung, wenn es von den ventralen Stemmata rezipiert wird, also wenn dieses Licht von ventral kommt. Dagegen hat das von den weiter dorsal liegenden Augen rezipierte Licht nur dann einen Einfluß, wenn es im gleichen Sinne wirkt wie das von den ventralen Stemmata wahrgenommene Licht. Wird das Tier dagegen vor die Wahl gestellt, sich nach dem von den unteren Stemmata rezipierten Licht oder nach dem von den dorsalen Stemmata wahrgenommenen, anders wirkenden Licht zu richten, dann resultiert die Pigmentierung nicht aus den Wirkungen beider verschiedener Wellenlängenbereiche, sondern sie richtet sich nach den Wellenlängen, die von den ventralen Stemmata wahrgenommen werden.

4. Die Funktionen der Stemmata

Die Einzelaugen der adulten Insekten, die Ocellen, kommen stets zusammen mit den Komplexaugen vor. Ihre verschiedenen Funktionen leiten sich davon ab, daß sie lichtempfindlicher sind als die Facettenaugen (HOMANN, 1924; DAYRAMOGLU-ERGENE, 1965; SCHRICKER, 1965; JANDER u. BARRY, 1968). v.BUDDENBROCK (1952) kommt zu dem Schluß, daß die Ocellen der Insekten nicht als selbständige Sinnesorgane zu bewerten sind, sondern nur Hilfsorgane für die Facettenaugen darstellen.

Die Einzelaugen der Polometabolalarven, die Stermata, sind dagegen die einzigen Lichtsinnesorgane dieser Entwicklungsstadien. Sie müssen daher alle Funktionen auf sich vereinigen, die mit der Lichtrezeption zusammenhängen. Folgende Funktionen der Stermata von *Pieris*-Raupe sind bekannt: die Stermata steuern die Phototaxis (DÜNNING u. JOERRENS, 1960, 1962) und vermitteln die photoperiodischen Reaktionen (DÜNNING u. JOERRENS, 1960, 1962).

Nach den eigenen Untersuchungsergebnissen haben die Stermata auch eine große Bedeutung für die Puppenfärbung, indem sie das Licht, das die Melanisierung determiniert, rezipieren. Jedoch ist die Wirkung des Lichtes nicht über alle Stermata gleich stark, d.h. sie nimmt nicht proportional zur Anzahl der belichteten Stermata zu. Daher ist die Gesamtwirkung des Lichtes nicht gleich der Summe der über die verschiedenen Stermata gehenden Einzelwirkungen. Vielmehr haben die Stermata für den Vorgang der Rezeption des melanisierungssteuernden Lichtes einen unterschiedlichen Wert.

Die Ergebnisse lassen sich durch folgendes Bild beschreiben und deuten: die Stermata bilden gemeinsam einen großen Ausschnitt der Umgebung ab und sind je nach ihrer Lage mehr oder weniger stark für den Eindruck "unten hell, oben dunkel" oder "unter kurzwelliges Licht, oben langwelliges Licht" usw. verantwortlich. Die Augen vermitteln also nicht nur die Lichtqualität und -quantität, sondern - indem sie zwischen dorsal und ventral unterscheiden - nehmen sie auch die Lichtrichtung wahr.

Die Befunde lassen sich dahingehend deuten, daß die Informationen der einzelnen Stermata zentralnervös wie die eines einzigen Lichtsinnesorgans ausgewertet werden. Die 6 Einzelaugen verhalten sich also in ihrer Funktion für die Puppenfärbung nicht getrennt als Einzelorgane, sondern, ähnlich wie die menschliche Netzhaut, als Gesamtheit.

5. Die Wirksamkeit spektraler Lichter über die Augen

Bei ihren Untersuchungen über die photoperiodische Diapause-induktion bei *Pieris brassicae* wiesen BÜNNING u. JOERRENS (1960) für die photoperiodische Reizaufnahme zwei verschiedene Pigmentsysteme nach. Sie untersuchten eine Violett-Blau-Reaktion, die an Pigmente der Augen gebunden ist, und eine Gelb-Rot-Reaktion, die nicht über die Augen ausgelöst werden kann. Es stellte sich heraus, daß sich die Diapause über die Augen nur durch Wellenlängen unter 550 nm verhindern ließ. Auch ließ sich die Phototaxis nur bei Wellenlängen bis höchstens 550 nm beobachten. Es war also nahelegend nachzuprüfen, ob Wellenlängen ab 550 nm über die Augen eine Wirkung auf die Puppenfärbung haben und wie weit sich dieser Wirkungsbereich in den langwelligen Teil des Spektrums erstreckt.

Diese Untersuchungen wurden auf zweierlei Weise durchgeführt:

- 1.) Lackierung der Stemmata mit farbigen Lacken, deren Transmissionseigenschaften bekannt waren, ermöglichte es den Tieren, langwelliges Licht zu rezipieren.
- 2.) Durch Blendung der Stemmata konnte nur der Hautlichtsinn langwelliges Licht wahrnehmen.

Beide Methoden führten zu demselben Ergebnis: Der Spektralbereich überhalb von 550 nm beeinflusst die Melanisierung über die Stemmata.

Die Befunde sprechen dafür, daß der Wahrnehmungsbereich der Augen weiter in den langwelligen Teil des Spektrums reicht als bisher angenommen wurde. Dieser Wahrnehmungsbereich der Augen wurde bis 661 nm nachgewiesen, umfaßt aber sicher noch längerwellige Spektralbereiche.

Die Leistung der Augen in Bezug auf die Pigmentierung unterscheidet sich also von ihrer Beteiligung an den photoperiodischen Reaktionen und dem Voltinismus. Es ist daher möglich, daß die von BÜNNING u. JOERPENS untersuchten Reaktionen durch ein anderes Augenpigment vermittelt werden als die Puppenfärbung. Es ist aber wahrscheinlicher, daß es für alle drei untersuchten Reaktionen nur ein einziges Pigment gilt, und daß die photoperiodische Reaktion, die phototaktische Reaktion und auch die Melanisierung auf bestimmten Bereichen des sichtbaren Spektrums beruhen. In diesem Fall hängen die verschiedenen Reaktionen von der Auswertung der einzelnen Wellenlängen durch das Zentralnervensystem ab. Der sichtbare Bereich des Spektrums muß wenigstens den Umfang des über die Augen auf die Melanisierung wirksamen Spektrums haben. Der tatsächliche Wellenbereich läßt sich nur durch elektro-physiologische Methoden und Absorptionsmessungen am Sehfarbstoff untersuchen.

Es ist auch ohne Absorptionsmessungen nicht zu entscheiden, ob die Maxima der melanisierungshemmenden bzw. melanisierungsfördernden Wirkung im Bereich der Absorptionsmaxima bzw. Empfindlichkeitsmaxima der Rezeptoren liegen. In diesem Zusammenhang muß betont werden, daß beide Maxima der melanisierungshemmenden Wirkung statistisch gesichert sind. Auch die Tatsache, daß Maxima bei den gleichen Wellenlängen im Spektrum der pterobilinabhängigen Lichtwirkung auftreten (KAYSER, unöf. Mitteilung, siehe auch Abb. 8) spricht für die Existenz dieser Maxima.

Wenn man annimmt, daß das Aktionspektrum der melanisierungshemmenden Lichtwirkung (Abb. 2) der spektralen Empfindlichkeitskurve ähnlich ist, dann wäre der zweigipfelige Verlauf der Kurve und vor allem das Maximum bei 661 nm ungewöhnlich. Zwar können einige untersuchte Insekten Wellenlängen über 600 nm reagieren, so z.B. Bienen und Bienenarbeiterinnen

AUTRUM u. v. ZWEHL, 1964) sowie Notonecta (BRUCKMOSER, 1968), über ein Empfindlichkeitsmaximum wurde in diesem Wellenlängenbereich noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen.

AUTRUM u. STUMPF (1953) sowie WALTHER u. DODT (1959) fanden bei ihren elektrophysiologischen Untersuchungen am Komplex-
auge von Calliphora, daß bei Ableitung der Massenantwort außer den Empfindlichkeitsmaxima bei 350 nm und 500 nm ein drittes Maximum bei 620 nm vorhanden war. Aus diesen Ergebnissen wurde für Calliphora ein Rezeptorsystem angenommen, das bei 620 nm ein Empfindlichkeitsmaximum hat.

Es stellte sich jedoch bei intrazellulärer Ableitung heraus, daß dieses beobachtete Rot-Maximum ein Artefakt ist (AUTRUM u. BURKHARDT, 1960, 1961; BURKHARDT, 1962), da bei Ableitung der Massenantwort die Eigenschaften der Abschirmpigmente Intensität und Wellenlänge des Reizes verändern können (BURKHARDT, 1964).

Wenn also das Maximum der melanisierungshemmenden Lichtwirkung bei 661 nm ein Empfindlichkeitsmaximum wäre, dann wäre dieses Maximum einmalig. Es ist deshalb unwahrscheinlich, daß dieses Wirkungsmaximum zugleich das Empfindlichkeitsmaximum eines Rezeptorsystems ist.

6. Die Wirkung des Lichtes über die Rumpfepidermis

WIESEN (1963) und OLTMER (1968) kamen auf Grund ihrer Versuchsergebnisse zu dem Schluß, daß neben den Augen ein weiteres Rezeptionsorgan für die steuernden Lichtverhältnisse vorhanden sein muß. OLTMER lokalisierte diese zusätzliche Fähigkeit der Raupen, Licht zu rezipieren, in der Epidermis. Es handelt sich dabei um den bereits von BRECHER (1919) vorübergehend diskutierten Hautlichtsinn.

Bei den vorliegenden Untersuchungen wurde eine deutliche Beteiligung des Hautlichtsinnes an der Kontrastwirkung

gefunden. Die Wirkung auf die Melanisierung war stets gleich, auch wenn statt des ventralen der dorsale Epidermisteil abgedunkelt wurde. Die Wirkung des Lichtes über den Hautlichtsinn ist also von der Lichtrichtung unabhängig.

DÜNNING u. JOERRENS (1960) fordern für die Steuerung der photoperiodischen Reaktion neben den Augen ebenfalls ein weiteres lichtempfindliches Organ. Sie charakterisieren dieses Organ durch einen bestimmten Rezeptionsbereich, der oberhalb von 550 nm liegt. Diese sogenannte Gelb-Rot-Reaktion konnte für die Melanisierungssteuerung zunächst nicht bestätigt werden. Tiere, denen die Augen gelendet wurden, unterschieden sich bei Bestrahlung mit Wellenlängen oberhalb von 550 nm kaum von Dunkeltieren. Das langwellige Licht hatte über die Epidermis allein keine entscheidende melanisierungshemmende Wirkung. Diese Reaktion kann mehrere Ursachen haben:

- 1.) Sie kann auf einem Kontrast zwischen unbelichteten Augensinneszellen und belichteter Hautlichtsinneszellen beruhen.
- 2.) Möglicherweise lag die eingestrahlte Lichtintensität unter dem Sättigungsbereich, so daß die melanisierungshemmende Wirkung ausfiel.

VOCHER u. OUCHI (1966) beobachteten bei der photokinetischen Reaktion des Seesternes *Asterias brunensis* das Zusammenfallen zweier photoreaktiver Systeme, wobei einer von beiden, das für die Reaktion der Augen verantwortl., nach Ausschaltung der Augen durch Lackierung entdeckt wurde. Nach Ausschaltung der Augen durch Lackierung entdeckten sie, daß die Erregungsschwelle des nicht an die Augen gekundenen Systems um das 10-fache erhöht war. Ob ein ähnlicher Vorgang durch Lackierung der Augen auch bei Pieris-Puppen eintritt, muß eine Lichtdosis-Effektkurve zeigen.

7. Die Steuerung der Pigmentierung

WIESEN (1963) und OLTMER (1968) nahmen an, daß die Melanisierung der Pieris-Puppen durch zwei hormonale Faktoren gesteuert wird. Bei Schnürungsversuchen zwischen Kopf und Thorax sowie zwischen Thorax und Abdomen erhielten sie Puppen, deren abgeschnürte Hinterstücke stets gleich stark melanisiert waren. Die Melanisierung dieser Hinterstücke war jedoch nicht maximal, sondern sie entsprach der von Dunkeltieren. Daraus folgerten beide Autoren, daß sich ein melanisierungshemmender Faktor vom Gehirn oder Unterschlundganglion bzw. erstem Thorakalganglion (OLTMER) nach hinten ausbreitet. Da aber bei Fehlen dieses melanisierungshemmenden Faktors in den abgeschnürten Stücken die Melanisierung nicht sehr stark, sondern nur mittelstark war, nahmen sie an, daß eine maximale Melanisierung nur unter Einfluß eines melanisierungsfördernden Faktors entstehen kann.

Es zeigte sich jedoch, daß solche mittelstark melanisierten Tiere auch nach Nervendurchschneidungen entstehen (BÜCKMANN, in Vorbereitung). Eine Ausbreitungsbarriere für den melanisierungshemmenden Faktor fehlte hier, trotzdem waren die Tiere auf gelbem Untergrund relativ stark melanisiert. Diese Befunde sprechen dafür, daß die Steuerung der Melanisierung allein durch einen melanisierungshemmenden Faktor hinreichend erklärt werden kann. Die Abgabe dieses melanisierungshemmenden Faktors wird durch das Zentralnervensystem und durch die Bauchganglienkeette reguliert. Die Entstehung der schwach melanisierten Puppen wäre dann durch die Bildung oder Abgabe einer großen Menge dieses Faktors erklärt. Mittelstark melanisierte Tiere entstehen danach, wenn der melanisierungshemmende Faktor nur in geringen Mengen abgegeben wird. Extrem stark melanisierte Tiere entstehen, wenn die Abgabe dieses Faktors ganz unterdrückt wird.

Das aufgenommene Aktionsspektrum kann danach unter zwei

Gesichtspunkten betrachtet werden:

- 1.) Unter dem Gesichtspunkt der Melaninsynthese als Aktionsspektrum der melanisierenden Wirkung (Abb. 5).
- 2.) Unter dem Gesichtspunkt der Bildung oder Abgabe des melanisierungshemmenden Faktors als Aktionsspektrum der melanisierungshemmenden Wirkung (Abb. 8).

Diese letzte Betrachtungsweise gibt Hinweise für Auffindung oder Abgabeort des melanisierungshemmenden Faktors sowie für die Untersuchung der Frage, ob nur die Abgabe dieses Faktors oder auch seine Bildung nervös gesteuert wird.

Ein Vergleich des Aktionsspektrums der melanisierungshemmenden Wirkung mit dem Aktionsspektrum der Hemmung des Gallenfarbstoffablaufes zeigt (Abb. 8), daß beide Vorgänge nur in einem bestimmten Bereich gleichsinnig verlaufen, nämlich zwischen 555 nm und 627 nm. Im übrigen Teil des Spektrums ähneln sich die Kurven nicht.

Es ist daher wahrscheinlich, daß die Melanisierung und der Gallenfarbstoffgehalt der Pieris-Puppen von verschiedenen **hormonellen** Faktoren gesteuert wird. Es ist zwar denkbar, daß bei einer sich ändernden hormonalen Konzentration die Melanisierungssteuerung und die Steuerung des Gallenfarbstoffgehaltes unterschiedlich verlaufen. Dann müssen aber Puppen mit gleichem Melanisierungsgrad stets die gleiche Menge Gallenfarbstoff haben. Das ist aber nicht der Fall. Stark melanisierte Tiere, die auf schwarzem Untergrund entstehen, haben sehr wenig Gallenfarbstoff, während sich bei ebenso stark melanisierten Tieren, die man bei Wellenlängen von 427 nm oder 404 nm erhält, eine außerordentlich große Menge Gallenfarbstoff nachweisen läßt (KAYSER, mündl. Mitteilung).

Die Puppenfärbung wird also wenigstens von zwei hormonalen Faktoren gesteuert, die möglicherweise von denselben Ganglien

abgegeben werden. Für die Untersuchung der Abgabeorte der Hormone gilt es nun zu wissen, unter welchen Bedingungen die bestimmten Hormone gebildet oder abgegeben werden. Hin-
weise für diese Überlegungen liefern beide Aktionsspektren.

8. Die Variabilität der Puppenfärbung

An der Entstehung von Farbmodifikationen der Pieris-Puppen sind im wesentlichen nur zwei Pigmente beteiligt: der Blaue Gallenfarbstoff (KAYSER, mündl. Mitteilung) und die schwarzen Melanine. Pterine und Ommochrome haben für die Puppenfärbung nur eine geringe Bedeutung. Zwar wird das Aussehen der Puppen auch von den Carotinoiden geprägt, jedoch variieren diese Farbstoffe bei den einzelnen Färbungstypen nicht (KAYSER, 1969).

Hauptsächlich hängt die Puppenfärbung vom Melanisierungszustand der Cuticula ab. Bei sehr starker Melanisierung wird die Färbung nur vom Melanin bestimmt, das die in der Epidermis und im Fettkörper **lagernden** Gallenfarbstoffe und Carotinoide völlig überdeckt. Bei schwächerer Melanisierung schimmern dagegen Carotinoide und Gallenfarbstoffe durch die Cuticula hindurch und die Grundfärbung der Puppen erscheint grün. Dieser grüne Farbton kann von hellgrün bis dunkelgrün schwanken. Das Aussehen der Puppen variiert also nur in einem sehr geringen Umfang. Gelbe und rötliche Puppen, die BRECHER und DÜRKEN beobachtet haben, traten bei den Versuchen niemals auf.

Der Begriff "Farbanpassung", wie ihn BRECHER und DÜRKEN eingeführt haben und ihn WILSEN und OLTJER übernommen haben, ist deshalb für das Auftreten der Farbmodifikationen recht unzutreffend. Die geringe Variationsbreite der Färbung wird besonders im Aktionsspektrum deutlich. Zwar ist das Aussehen der Puppen von der Lichtqualität abhängig, jedoch entsteht

im grünen, gelben und roten Wellenlängenbereich im Grunde nur ein Färbungstyp, nämlich die schwach melanisierte, bläßgrün aussehende Puppe. Im kurzwelligen, also blauen bis ultraviolettten Bereich, entsteht ebenfalls nur ein Typ, die stark melanisierte, grau-schwarz aussehende Puppe.

Während es sich bei der starken Melanisierung auf schwarzem Untergrund, also bei der Wirkung eines Helligkeitskontrastes, sicher um eine Anpassung an den Untergrund handelt, ist die Reaktion der Puppen auf verschiedene Spektralbereiche nicht so eindeutig zu beurteilen. Vor allem das Auftreten von nur zwei Färbungstypen im Spektrum, nämlich von stark melanisierten und schwach melanisierten Tieren, läßt darauf schließen, daß die Farbanpassung in den verschiedenen Wellenlängenbereichen für die Puppen eine zweitrangige Bedeutung haben muß. Diese Vermutung wird noch durch die Tatsache bestärkt, daß grün aussehende Puppen in der Natur schlecht an ihren Untergrund angepasst wären, da sich die Tiere nie auf grünen lebenden Pflanzenteilen verpuppen, sondern nur an mehr oder weniger grauen oder braunen abgestorbenen Pflanzenteilen oder an Steinen sitzen. Vieles spricht dafür, daß die untersuchten Wellenlängen eine Schutzpigmentierung gegen kurzwelliges, besonders gegen ultravioletttes Licht steuern. Spektralphotometrische Untersuchungen an Melaninen (LUNOU, 1960) zeigen nämlich, daß die Absorption dieser Farbstoffe im kurzwelligen, vor allem im UV-Bereich sehr groß ist und nur langwelliger Teil des Spektrums hin stark abnimmt. Melanine sind also ausgezeichnete Schutzpigmente gegen kurzwellige Strahler. Damit stimmt überein, daß die *Pieris*-Puppen nur im blauen und ultraviolettten Teil des Spektrums - nämlich unterhalb von 500 nm - vermehrt Melanin in ihre Cuticula einlagern.

I. Zusammenfassung
=====

1. Der Einfluß schmalbandiger Wellenlängenbereiche des Spektrums von 383 nm - 748 nm auf die Melanisierung der Puppen wird untersucht. Die Lichtwirkung beginnt unterhalb von 383 nm und endet bei 748 nm.
2. Die melanisierungsfördernde Lichtwirkung hat ein Maximum bei 404 nm, sie endet bei 498 nm.
3. Der Wellenlängenbereich zwischen 498 nm und 748 nm hat eine melanisierungshemmende Lichtwirkung. Diese hat zwei Maxima: eines bei 577 nm und ein zweites bei 661 nm.
4. Bei Untersuchungen über die Wirkung der Lichtrichtung auf die Melanisierung der Tiere stellte sich heraus, daß eine schwarze Fläche von ventral eine stärkere Melanisierung auslöst als von dorsal.
5. Die Larven des Kohlweißlings besitzen auf jeder Seite der Kopfkapsel 6 Stemmata, die im 5. Larvenstadium auf dem unteren Drittel der Kopfkapsel angeordnet sind. Alle 6 Stemmata haben eine voneinander abweichende Blickrichtung.
6. Blendungsversuche ergeben, daß die starke Melanisierung auf schwarzem Untergrund durch Wirken eines Helligkeitskontrastes hervorgerufen wird.
7. Die Kontrastwirkung ist bereits am stärksten, wenn nur Stemma 1 schwarz lackiert wird und einige weiter dorsal gelegene Stemmata frei bleiben. Bei Blendung weiterer ventraler Stemmata nimmt die Wirkung nicht merklich zu.
8. Werden die Stemmata 2 - 5 abgedunkelt, während Stemma 1 frei bleibt, dann ist nur eine schwache Kontrastwirkung zu beobachten.

Die Kontrastwirkungen über die Stemmata der rechten und linken Kopfseite addieren sich.

Das von dorsal und von ventral auf die Rumpfepidermis einfallende Licht unterscheidet sich nicht in seiner Wirkung. Die unterschiedliche Reaktion der Tiere auf von ventral bzw. von dorsal einfallende Lichtbedingungen wird nur über die Augen gesteuert.

Sowohl melanisierungsfördernde als auch melanisierungshemmende Spektralbereiche wirken über die Augen. Diese Lichtbedingungen haben die größte Wirkung, wenn sie von den ventralen Stemmata rezipiert werden, also wenn sie von ventral einwirken.

Der Bereich des Augenlichtsinnes wird untersucht. Die Befunde sprechen dafür, daß das sichtbare Spektrum wenigstens den Umfang des Aktionsspektrums der melanisierungssteuernden Wirkung haben muß. Der für *Pieris* sichtbare Bereich ist also größer als DÜNNING u. JOERRENS auf Grund photoperiodischer und phototaktischer Versuche angenommen haben.

F. Literatur
=====

- Atzler, M.: Untersuchungen über den morphologischen und physiologischen Farbwechsel von *Dixippus (Carausius) morosus*. Z.vergl. Physiol. 13, 505-533 (1931).
- Autrum, H. u. D. Bürkhardt: Die spektrale Empfindlichkeit einzelner Sehzellen. Naturwissenschaften 47, 527 (1960).
- Autrum, H. u. G. Kolb: Spektrale Empfindlichkeit einzelner Sehzellen der Aeschniden. Z.vergl. Physiol. 60, 450-477 (1968).
- Autrum, H. u. H. Stumpf: Über das Farbensehen von *Calliphora*. Z.vergl.Physiol. 35, 71-104 (1953).
- Autrum, H. u. V. v.Zwehl: Die spektrale Empfindlichkeit einzelner Sehzellen des Dienenauges. Z.vergl. Physiol. 48, 357-384 (1964).
- Dauer, V.: Über den objektiven Nachweis des Simultan- kontrastes bei Tieren. Zentralbl.f. Physiol. 19, 453 (1905).
- Bayramoglu-Ergene, S.: Die Funktion der Ocellen bei *Anacridium aegyptium*. Z.vergl.Physiol. 49, 465-474 (1965).
- Dennett, R.R., J. Tunstall and G.A. Horridge: Spectral sensitivity of single retina cells of the Locust. Z.vergl.Physiol. 55, 195-200 (1967).
- Brecher, L.: Die Puppenfärbung des Kohlweißlings, *Pieris brassicae* L.
1. Teil: Beschreibung des Polymorphismus.
2. Teil: Prüfung des Lichteinflusses.

3. Teil: Chemie der Farbtypen.
Wilhelm Roux' Arch.Entwickl.-Mech.Org.
43, 88-221 (1917).
- Brecher, L.: Die Puppenfärbung des Kohlweißlings,
Pieris brassicae L.
4. Teil: Wirkung sichtbarer und unsicht-
barer Strahlen. Wilhelm Roux' Arch.
Entwickl.-Mech.Org. 45, 273-322 (1919).
- Brecher, L.: Die Puppenfärbung des Kohlweißlings,
Pieris brassicae L.
5. Teil: Kontrollversuche zur spezifischen
Wirkung **der** Spektralbereiche mit anderen
Faktoren. Wilhelm Roux' Arch.Entwickl.-
Mech.Org. 48, 46-139 (1921).
- Brecher, L.: Die Puppenfärbung des Kohlweißlings,
Pieris brassicae L.
6. Teil: Chemismus der Farbanpassung.
Wilhelm Roux' Arch.Entwickl.-Mech.Org.
48, 46-139 (1921).
- Brecher, L.: Die Puppenfärbung des Kohlweißlings,
Pieris brassicae L.
7. Teil: Wirksamkeit reflektierten und
durchgehenden Lichtes.
8. Teil: Die Farbanpassung der Puppen
durch das Raupenauge. Wilhelm Roux'
Arch.Entwickl.-Mech.Org. 102, 501-517
(1924).
- Bruckmoser, P.: Die spektrale Empfindlichkeit einzelner
Sehzellen des Rückenschwimmers Notonecta
glaucia L. (Heteroptera). Z.vergl.Physiol.
59, 187-204 (1968).
- Suddenbrock, W.v.: Der Simultankontrast. In: Vergl.Physiolo-
gie, Bd. I, Basel, Birkhäuser 1952.

- Buddenbrock, W.v.: Die Ocellen. In: Vergl. Physiologie, Ed. I, Basel, Birkhäuser 1952.
- Bückmann, D.: Die Auslösung der Umfärbung durch das Häutungshormon bei *Cerura vinula*. J.Insect Physiol. 3, 159-189 (1959).
- Bückmann, D.: Die Determination der Puppenfärbung bei *Vanessa urticae* L. Naturwissenschaften 47, 610-611 (1960).
- Bückmann, D.: Entwicklungsphysiologie der Arthropoden. Postembryonale Entwicklung. Fortschr. Zool. 14, 164-237 (1962).
- Bückmann, D.: Der Einfluß der Temperatur auf das Epidermispigment der Raupen von *Cerura vinula* L. Z.Naturf. 18b, 255-264 (1963).
- Bückmann, D.: Die Physiologie der Metamorphose und des Polymorphismus. Naturwiss. Rundschau 20, 453-461 (1967).
- Bünning, E. u. G. Joerrens: Tagesperiodische antagonistische Schwankungen der Blauviolett- und Gelbrot-Empfindlichkeit als Grundlage der photoperiodischen **Diapauseinduktion** bei *Pieris brassicae*. Z.Naturf. 15b, 205-213 (1960).
- Bünning, E. u. G. Joerrens: Versuche über den Zeitmeßvorgang bei der photoperiodischen Diapauseinduktion von *Pieris brassicae*. Z.Naturf. 17b, 57-61 (1962).
- Burkhardt, D.: Colour Discrimination in Insects. Adv. in Insect Physiol. 2, 131-173 (1964).
- Cavalli-Sforza, L.: Biometrie. Grundzüge biologisch-medizinischer Statistik. Stuttgart (1969).

- David, W.A.L.: Breeding *Pieris brassicae* L. and *Apanteles glomeratus* L. as experimental insects. *Z.Pflanzenkrankheiten* 64, 572-577 (1957).
- David, W.A.L. and D.O.C. Gardiner: Rearing *Pieris brassicae* L. larvae on a semisynthetic diet. *Nature* 207, 882-883 (1965).
- David, W.A.L. and D.O.C. Gardiner: Rearing *Pieris brassicae* L. on semisynthetic diets with and without cabbage. *Bull.ent.Res.* 56, 581-593 (1966).
- Dürken, B.: Über die Wirkung verschiedenfarbiger Umgebung auf die Variation von Schmetterlingspuppen. Versuche an *Pieris brassicae*. *Z.viss.Zool.* 116, 587-626 (1916).
- Dürken, B.: Über die Wirkung farbigen Lichtes auf die Puppen des Kohlweißlings (*Pieris brassicae*) und das Verhalten der Nachkommen. *Arch.mikr.Anat.* 99, 222-389 (1923).
- Dusaussay, C. et A. Delplanque: L'élevage de *P. brassicae* L. en toutes saisons: accouplement et ponte en conditions artificielles. *Rev.de Path. vég.et Ent.agr.de Fr.* 43 (2), 119-134 (1964).
- Dustmann, J.H.: Die Redoxpigmente von *Carausius morosus* und ihre Bedeutung für den morphologischen Farbwechsel. *Z.vergl.Physiol.* 49, 28-57 (1964).
- Frisch, K.v.: Beiträge zur Physiologie der Pigmentzellen der Fischhaut. *Pflügers Arch.f.Physiol.* 138, 319-387 (1911).
- Giersberg, H.: Über den morphologischen und physiologischen Farbwechsel der Stalheuschrecke *Dixippus morosus*. *Z.vergl.Physiol.* 7, 657-695 (1928).

- Marker, J.E.: Factors controlling the diurnal rhythm of activity of *Periplaneta americana*. J.exp.Biol. 33, 224-234 (1956).
- Hidaka, T.: Recherches sur le déterminisme hormonal de la coloration pupale chez lépidoptère: I. Les effets de la ligature, de l'ablation des ganglions et de l'incision des nerfs chez prépuces et larves âgées de quelque Papilionides. Annot.Zool. Japon. 29, 69-74 (1956).
- Hidaka, T.: Recherches sur le déterminisme hormonal de la coloration pupale chez lépidoptères II. Sur le cas de deux nymphalides. Annot.Zool.Japon. 30, 83-85 (1957).
- Hidaka, T.: On the possibility of determination of pupal colour types by some particular 'scents' in the swallowtail, *Papilio xuthus* L. Kagaku 27, 93-94 (in Japanese) (1957).
- Hidaka, T.: Mise en évidence de l'activité sécrétoire du ganglion prothoracique dans l'adaptation chromatique de la nymphe du *Papilio xuthus* L. C.R.Soc.Biol. 154, 1682-1685 (1960).
- Hidaka, T. et T. Ohtaki: Effet de l'hormone juvénile et du farnésol sur la coloration tégumentaire de la nymphe de *Pieris rapae crucivora* Boisd. C.R.Soc.Biol. 157, 928-930 (1963).
- Hogben, L. and F. Landgrebe: The pigmentary effector system. Proc.roy.Soc. 128, 317-342 (1940).
- Homann, H.: Zum Problem der Ocellenfunktion der Insekten. Z.vergl.Physiol. 1, 541-578 (1924).

- Horridge, G.A.: Perception of polarization plane, colour and movement in two dimensions by the crab, *Carcinus*. *Z.vergl.Physiol.* 55, 207-224 (1967).
- Jander, R. and C.K. Darry: Die phototaktische Gegenkopplung von Stirnocellen und Facettenaugen in der Phototropotaxis der Heuschrecken und Grillen. *Z.vergl.Physiol.* 57, 432-458 (1968).
- Kay, R.E.: Fluorescent materials in insect eyes and their relationship to ultraviolet sensitivity. *J.Insect Physiol.* 15, 2021-2038 (1969).
- Kayser, H.: Die Carotinoide der Kohlweißlingspuppe *Pieris brassicae* L. Diplomarbeit, Giessen 1969 (unveröffentlicht).
- Kayser, H.: Promotionsarbeit (in Vorbereitung).
- Luknow, E.: Spektralphotometrische Untersuchungen an Melaninen. *Verh.d.Dtsch.Zool.Ges. Münster/Westf.* 135-139 (1959).
- Mirura, K., H. Tateda, H. Morita and M. Kuwabara: Regulation of insect brain excitability by ocellus. *Z.vergl.Physiol.* 62, 382-394 (1969).
- Ohashi, E. et T. Hidaka: Effet des facteurs du milieu ambiant sur la détermination des types de chrysalides de certains papillons diurnes nommés "Cucue d'hirondelle". *Bull.Soc. Hist.Nat. Toulouse* 92, 177-180 (1957).
- Ohtaki, T.: Further studies on the development of pupal coloration in the callage white butterfly, *Pieris rapae crucivora*. *Annot.Zool.Japon.* 36, 78-82 (1963).

- Oltmer, A.: Die Steuerung des Melanin-einbaus in das Farbmuster der Kohlweißlingspuppe *Pieris brassicae* L. Wilhelm Roux' Archiv 160, 401-427 (1968).
- Poulton, E.B.: An enquiry into the cause and extent of a special colour-relation between certain exposed lepidopterous pupae and the surfaces which immediately surround them. Phil.Trans. (A) 178, 311-441 (1888).
- Priebatsch, I.: Der Einfluß des Lichtes auf Farbwechsel und Phototaxis von *Dixippus* (*Carausius*) *morosus*. Z.vergl.Physiol. 19, 453-488 (1933).
- Raschke, K.: Eine Anlage zur monochromatischen Bestrahlung biologischer Objekte, ausgerüstet mit Interferenzfiltern und einer elektronisch geregelten 2,5 kW-Xenonlampe. Planta 75, 55-72 (1967).
- Schricker, B.: Die Orientierung der Honigbiene in der Dämmerung. Zugleich ein Beitrag zur Frage der Ocellenfunktion bei Bienen. Z.vergl. Physiol. 49, 420-458 (1965).
- Walther, J.B. u. E. Dodt: Die Spektralsensitivität von Insekten-Komplexaugen im Ultraviolett bis 290 mμ. Elektrophysiologische Untersuchungen an *Calliphora* und *Periplaneta*. Z.Naturf. 14b, 273-278 (1959).
- Swihart, S.L.: Colour vision and the physiology of the superposition eye of a butterfly (*Hesperiidae*). J.Insect Physiol. 15, 1347-1365 (1969).

- Weber, H.: Lichtsinnesorgane. In: Lehrbuch der Entomologie, Stuttgart, G. Fischer 1933.
- Wiesen, M.: Die optische und hormonale Steuerung des morphologischen Farbwechsels beim Kohlweißling (*Pieris brassicae* L.). Staatsexamensarbeit, 47 S. Göttingen 1962 (unveröffentlicht).

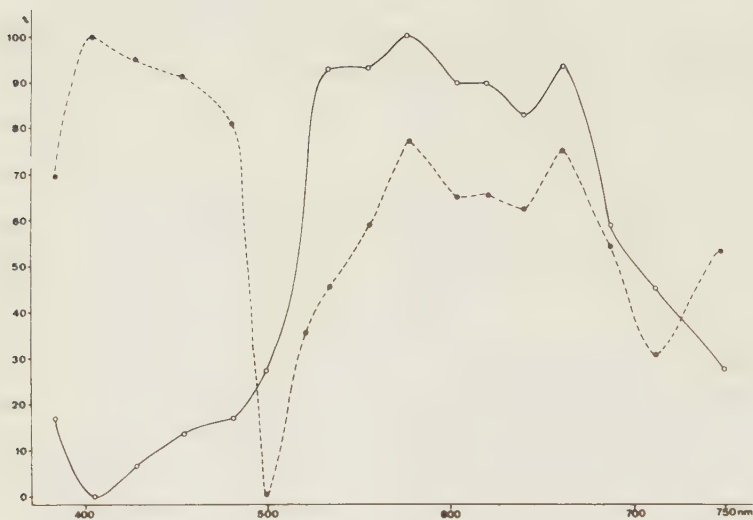


Abb. 8: Die melanisierungshemmende Wirkung verschiedener Wellenlängen des Spektrums: durchgezogene Kurve, und die Wirkung derselben Wellenlängen auf den Callenfarbstoffgehalt (nach KAYSER, in z. Vorkbereit.): gestrichelte Kurve.

Die größte Wirkung ist jeweils mit 100%, die geringste mit 0% angegeben. Die Meßpunkte sind als Kreise oder Punkte angegeben.

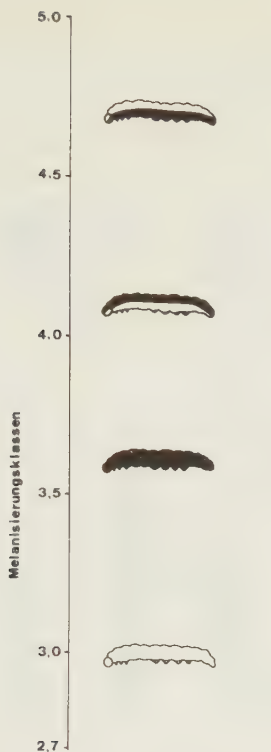
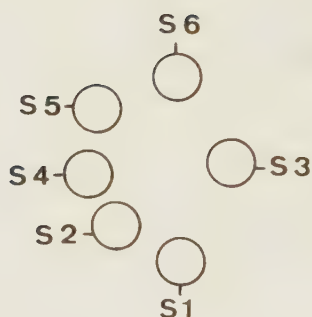


Abb. 9: Der Einfluß der Lichtrichtung auf die Melanisierung der Kohlweißlingspuppen. Die schwarzen und weißen Stellen der Raupen kennzeichnen die Einwirkungsorte von Dunkelheit und Helligkeit.

Die Anordnung der Tiere gibt die Mittelwerte der Melanisierungsklassen der unter diesen Versuchsbedingungen entstandenen Puppen an.



Abl. 10: Die Nummerierung der Stemmata. Mit Hilfe dieses Schemas wird in den folgenden Diagrammen verdeutlicht, welche Stemmata lackiert wurden. Die so gekennzeichnete Lackierung wurde an den Stemmata beider Kopfseiten vorgenommen.
(S = Stemma).

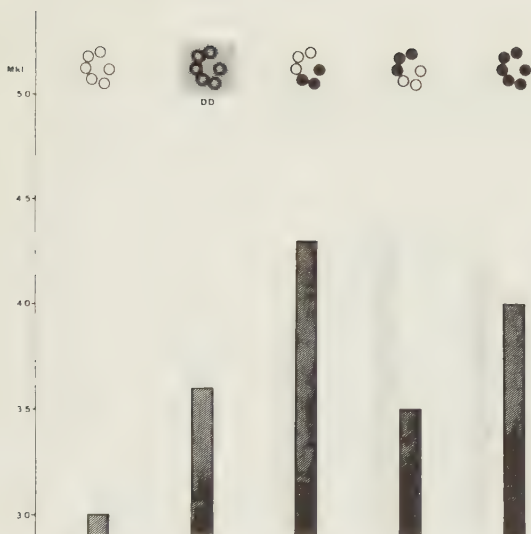


Abb. 11: Die Auswirkung der Lackierung verschiedener Stemmata auf die Melanisierung der Kohlweißlingspuppen. Jede Säule gibt den Mittelwert der Klassenzugehörigkeit der Versuchstiere an. Die schwarz ausgefüllten Augen wurden im Versuch mit schwarzem Zaponlack abgedunkelt. Alle Tiere verpuppten sich auf weißem Untergrund.

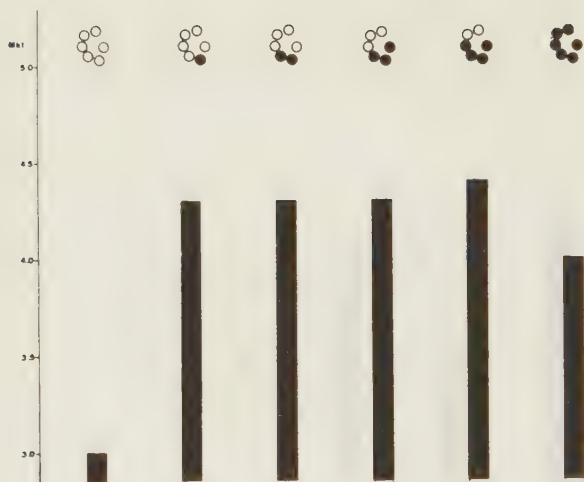
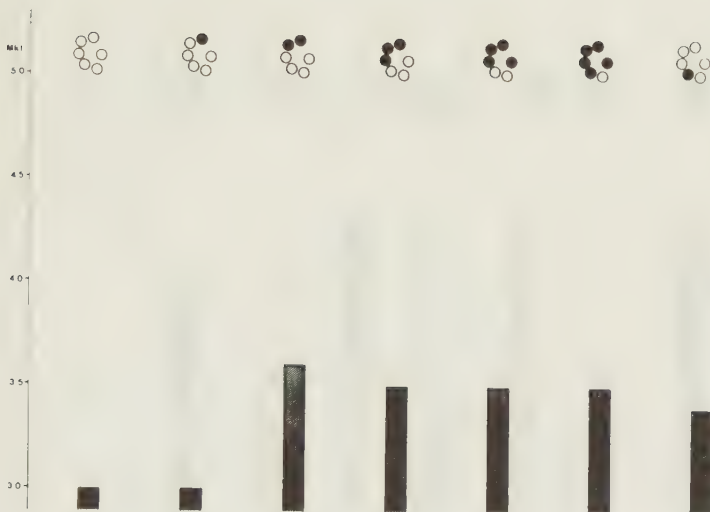


Abb. 12: Die Auswirkung der Lackierung einer zunehmenden Anzahl ventraler Sternumata auf die Melanisierung der Kohlweißlingspuppen.

Weitere Erklärungen siehe Tab. 11.



Abl. 13: Die Auswirkung der Melanisierung einer zunehmenden Anzahl dorsaler Sternrata auf die Melanisierung der Kohlweißlingspuppen.

Weitere Erklärungen siehe Tab. 11.

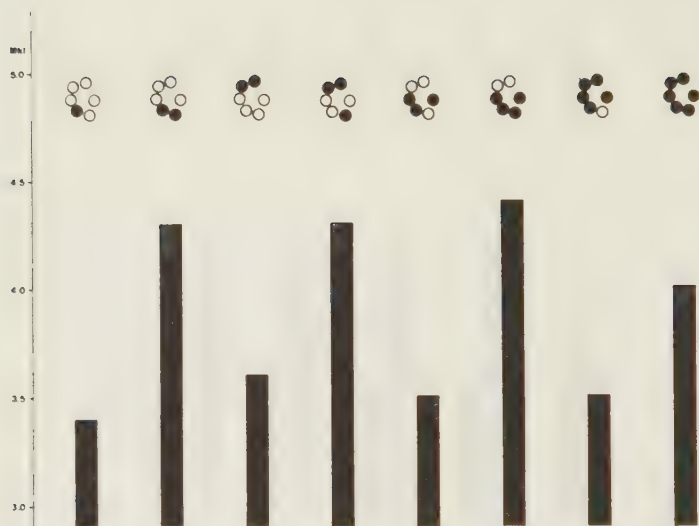


Abb. 14: Die Melanisierung der Kohlweißlingspuppen nach Lackierung verschiedener Stemmata jeweils mit oder ohne Stemma 1.
Weitere Erklärungen siehe Tab. 11.



Abb. 15: Die Melanisierung der Kohlweißlingspuppen nach einseitiger Lackierung der Sternumata.

Weitere Erläuterungen siehe Tab. 11.

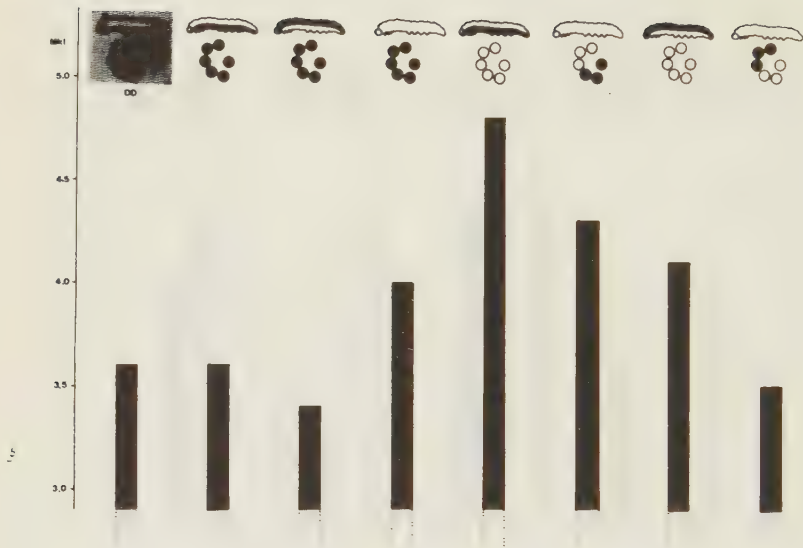


Abb. 16: Die Melanisierung der Kohlweißlingspuppen nach Lichteinwirkung auf die Rumpfepidermis von dorsal oder ventral.

Die schwarzen und weißen Abschnitte der Raupen kennzeichnen die Einwirkungsorte von Dunkelheit und Helligkeit.

Weitere Erklärungen siehe Tab. 11.



Abb. 17: Die Melanisierung der Kohlweißlingspuppen nach Einwirkung langwelligeren Lichtes über die dorsalen Sternmata und kurzwelligeren Lichtes über die ventralen Sternmata sowie umgekehrt. Jede Spalte gibt den Mittelwert der Klassenzugehörigkeit der Versuchstiere an. Die schwarz punktierten Augen wurden im Versuch orange lackiert, die weißer punktierten Augen wurden blau lackiert. Alle Tiere verpuppten sich auf weißem Untergrund.

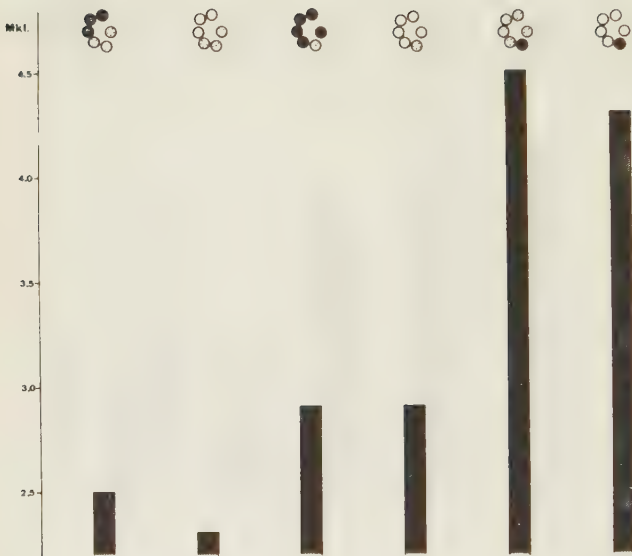


Abb. 18: Die Melanisierung der Kohlweißlingspuppen nach Einwirkung von langwelligem Licht über die ventralen und kurzwelligem oder weißem Licht über die dorsalen Stermata.

Weitere Erklärungen siehe Abb. 17.

Lebenslauf

=====

Am 24. März 1942 wurde ich als Sohn des Bauingenieurs Johannes Angersbach und seiner Ehefrau Anna, geb. Kothe, in Böddiger geboren. Von 1949 bis 1954 besuchte ich die Volksschule in Neuenbrunslar und anschließend bis zum Abitur am 20. Februar 1963 das Realgymnasium RG II (naturwiss. Zweig) in Kassel.

Im Sommersemester 1963 begann ich in Giessen das Biologiestudium. Ab Sommersemester 1965 studierte ich zwei Semester in Göttingen, danach ein Semester in Marburg. Im Sommer 1967 begann ich unter Anleitung von Professor Dr. D. Bückmann im II. Zoologischen Institut eine Diplomarbeit in Zoologie, die ich im Winter 1969 beendete. Meine akademischen Lehrer in den Fächern Zoologie und Botanik waren u.a. Prof. Dr. Ankel, Prof. Dr. Bückmann, Prof. Dr. v. Denffer, Prof. Dr. Pirson, Prof. Dr. Seidel.

Die erste Aufgabe der Kunst ist es, die Natur zu imitieren. Die zweite Aufgabe ist es, die Natur zu überbieten. Die dritte Aufgabe ist es, die Natur zu verstehen. Die vierte Aufgabe ist es, die Natur zu lieben. Die fünfte Aufgabe ist es, die Natur zu schützen. Die sechste Aufgabe ist es, die Natur zu heilen. Die siebte Aufgabe ist es, die Natur zu erheben. Die achte Aufgabe ist es, die Natur zu erlösen. Die neunte Aufgabe ist es, die Natur zu erlösen. Die zehnte Aufgabe ist es, die Natur zu erlösen.

Die erste Aufgabe der Kunst ist es, die Natur zu imitieren. Die zweite Aufgabe ist es, die Natur zu überbieten. Die dritte Aufgabe ist es, die Natur zu verstehen. Die vierte Aufgabe ist es, die Natur zu lieben. Die fünfte Aufgabe ist es, die Natur zu schützen. Die sechste Aufgabe ist es, die Natur zu heilen. Die siebte Aufgabe ist es, die Natur zu erheben. Die achte Aufgabe ist es, die Natur zu erlösen. Die neunte Aufgabe ist es, die Natur zu erlösen. Die zehnte Aufgabe ist es, die Natur zu erlösen.

Die erste Aufgabe der Kunst ist es, die Natur zu imitieren. Die zweite Aufgabe ist es, die Natur zu überbieten. Die dritte Aufgabe ist es, die Natur zu verstehen. Die vierte Aufgabe ist es, die Natur zu lieben. Die fünfte Aufgabe ist es, die Natur zu schützen. Die sechste Aufgabe ist es, die Natur zu heilen. Die siebte Aufgabe ist es, die Natur zu erheben. Die achte Aufgabe ist es, die Natur zu erlösen. Die neunte Aufgabe ist es, die Natur zu erlösen. Die zehnte Aufgabe ist es, die Natur zu erlösen.

